

Das zentrale somatosensorische System des Vogels

**Elektrophysiologische und neuroanatomische
Untersuchungen am ZNS der Taube**

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors der
Naturwissenschaften in der Abteilung der
Biologie der Ruhr-Universität Bochum

vorgelegt von

KLAUS FUNKE

Bochum 1988





Digitized by the Internet Archive
in 2026

Das zentrale somatosensorische System des Vogels

Elektrophysiologische und neuroanatomische Untersuchungen am ZNS der Taube

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors der
Naturwissenschaften in der Abteilung der
Biologie der Ruhr-Universität Bochum

vorgelegt von

KLAUS FUNKE

Bochum 1988

Das zentrale Nervengleichgewicht des Menschen

Elektronenphysiologische und pharmakologische
Untersuchungen am ZNS des Menschen

INHALENTAL-DISSEMINATION

Die Wirkung von GABA und Glycin auf die
elektronenphysiologische Aktivität des
Menschen im ZNS

Geprüft von
Klaus Füllmer

Referent: Prof. Dr. R. Necker

Co-Referent: Prof. Dr. K.-P. Hoffmann

Tag der mündlichen Prüfung: 27.04.1988

Ich möchte hiermit allen meinen Dank zukommen lassen, die mir bei meinen wissenschaftlichen Arbeiten geholfen haben.

Meinem Doktorvater Herrn Prof. R. Necker möchte ich dafür danken, daß er mir während meiner Forschungsarbeiten den größtmöglichen Freiraum gewährt hat und mir dabei jederzeit mit fachlichem Rat zur Seite gestanden hat.

Desweiteren danke ich Herrn Dipl. Ing. M. Ebbinghaus für die Entwicklung und Konstruktion von elektronischen Geräten und für seine Hilfe bei der Erstellung von Computerprogrammen.

Mein Dank gilt auch Frau Ch. Schermuly für die Unterstützung bei histochemischen Arbeiten, Frau I. Paas für die hervorragende Ausführung phototechnischer Arbeiten und den Mitgliedern der Abteilungswerkstatt für ihre präzisen feinmechanischen Arbeiten.

Zuletzt möchte ich all denen danken, die mir in den vergangenen Jahren durch ihren Rat und ihre Gesprächsbereitschaft geholfen haben: Herrn Prof. W. Rautenberg und Gattin B. May-Rautenberg, sowie H. Gnuschke, D. Krause, J. Ostheim, A. Schneider und C. Wicke.

1.	EINLEITUNG.....	1
2.	MATERIAL und METHODE	12
2.1.	Versuchstiere.....	12
2.2.	Narkose und Präparationen.....	12
2.2.1.	Narkose.....	12
2.2.2.	Implantation.....	13
2.2.3.	Läsionen.....	13
2.2.4.	Perfusion.....	14
2.3.	Technischer Aufbau.....	14
2.3.1.	Ableitung.....	15
2.3.2.	Reizung.....	15
2.3.2.1.	Somatische Reizung.....	15
2.3.2.2.	Akustische Reizung.....	17
2.3.2.3.	Optische Reizung.....	17
2.3.3.	Winkelstereotaktik.....	20
2.3.4.	Versuchssteuerung.....	20
2.3.4.1.	Programm.....	20
2.3.4.2.	Steuereinheit.....	26
2.4.	Versuchsablauf.....	27
2.4.1.	Akuter Versuch.....	27
2.4.2.	Chronischer Versuch (frei bewegl., wach).....	28
2.4.3.	Chronischer Versuch (Stereotaktik, wach).....	28
	Rechner-gesteuerter Versuchsablauf.....	30
2.5.	Anatomie.....	30
2.5.1.	Injektion neuronaler Tracer.....	30
2.5.2.	Perfusion.....	31
2.5.3.	Histologische Aufarbeitung.....	32

3.	ERGEBNISSE.....	33
3.1.	Elektrophysiologischer Teil.....	33
3.1.1.	Größe und Lage der somatosensorischen Gebiete....	34
3.1.2.	Evozierte Feldpotentiale.....	37
3.1.3.	Zellantworten.....	41
3.1.4.	Rezeptive Felder und Somatotopie.....	51
3.1.5.	Spezifität der Zellantworten.....	62
3.1.6.	Interaktion.....	65
3.1.7.	Narkoseeffekt.....	68
3.1.8.	Läsionen.....	68
3.1.8.1.	DF - Läsion.....	69
3.1.8.1.1.	Rostrales Gebiet.....	71
3.1.8.1.2.	Caudales Gebiet.....	73
3.1.8.2.	DLF - und DQ - Läsion.....	76
3.1.8.2.1.	Rostrales Gebiet.....	76
3.1.8.2.2.	Caudales Gebiet.....	78
3.1.8.3.	LF - Läsion.....	80
3.1.8.4.	DCN - Potentiale.....	81
3.1.8.4.1.	DF - Läsion.....	83
3.1.8.4.2.	DLF - Läsion.....	83
3.1.8.5.	Zusammenfassung (Läsionen).....	91
3.2.	Anatomischer Teil.....	94
3.2.1.	Ursprung aufsteigender Bahnen.....	94
3.2.1.1.	Applikation Rückenmark.....	94
3.2.1.1.1.	Laminärer Ursprung.....	96
3.2.1.1.2.	Ganglionzellen der dorsalen Spinalwurzeln.....	103
3.2.1.1.3.	Morphologie und Lokalisation der Ursprungs- zellen.....	105
3.2.1.2.	Injektion Hinterstrang-Kerne.....	109
3.2.1.3.	Zusammenfassung aufsteigende Bahnen.....	120
3.2.2.	Injektionen ins Vorderhirn.....	120
3.2.2.1.	Caudales Gebiet.....	121
3.2.2.2.	Rostrales Gebiet.....	130
3.2.2.3.	Rostrales Neostriatum.....	141
3.2.2.4.	Zusammenfassung Vorderhirn.....	142

4.	DISKUSSION.....	143
4.1.	Methodische Aspekte.....	145
4.1.1.	Automatische Ableitung.....	145
4.1.2.	Reizung.....	147
4.1.3.	Ableitung am wachen Tier - Narkose-Effekt.....	148
4.1.4.	Evozierte Feldpotentiale versus Zellantworten...	149
4.1.5.	Läsionen und HRP-Applikation Rückenmark.....	151
4.2.	Vorderhirn - Thalamus.....	151
4.2.1.	Lokalisation, Struktur und Verbindungen.....	152
4.2.1.1.	Rostrales Gebiet.....	152
4.2.1.2.	Caudales Gebiet.....	157
4.2.2.	Bezug zu spinalen aufsteigenden Bahnen.....	161
4.2.3.	Neuronale Informationsverarbeitung.....	163
4.2.4.	Relation zu anderen Systemen.....	166
4.3.	Aufsteigende Bahnen des Rückenmarks.....	167
4.4.	Vergleichende und phylogenetische Betrachtungen.	177
4.5.	Schlußfolgerungen.....	180
5.	ZUSAMMENFASSUNG.....	187
6.	LITERATURLISTE.....	191

Abkürzungsverzeichnis

AA	Nucleus archistriatalis anterior
Ad	Archistriatum, pars dorsalis
Av	Archistriatum, pars ventralis
APH	Area parahippocampalis
AVT	Area ventralis (Tsai)
Bas	Nucleus basalis (prosencephali)
BO	Bulbus olfactorius
CE	Nucleus cuneatus externus
CIO	Capsula interna occipitalis
Cl	Clarke's column
Cnd	Nucleus centralis medullae oblongatae, pars dorsalis
Cnv	Nucleus centralis medullae oblongatae, pars ventralis
C4	Cervicalsegment 4
DCN	Dorsal column nuclei (Hinterstrang-Kerne)
DF	Dorsaler Funiculus
DF1	Dorsaler Funiculus und dorsomedialster Teil des DLF
DH	Hinterhorn (Dorsal horn)
DIP	Nucleus dorsointermedius posterior thalami
DIVA	Nucleus dorsalis intermedius ventralis anterior thalami
DLA	Nucleus dorsolateralis anterior thalami
DLF	Dorsolateraler Funiculus
DLL	Nucleus dorsolateralis anterior thalami, pars lateralis
DLLd	Nucleus dorsolateralis anterior thalami, pars lateralis
	pars dorsalis
DLLv	Nucleus dorsolateralis anterior thalami, pars lateralis
	pars ventralis
DLM	Nucleus dorsolateralis anterior thalami, pars medialis
DLP	Nucleus dorsolateralis posterior thalami
DMA	Nucleus dorsomedialis anterior thalami
DMP	Nucleus dorsomedialis posterior thalami
DMSO	Dimethylsulfoxid
DQ	Dorsal quadrant
DSCT	Dorsal spinocerebellar tract
DVR	Dorsal ventricular ridge
E	Ektostriatum
FB	Fast blue
FPL	Fasciculus prosencephali lateralis
GC	Nuclei gracilis et cuneatus
GCT	Substantia grisea centralis
HA	Hyperstriatum accessorium
HD	Hyperstriatum dorsale
HIS	Hyperstriatum intercalatus superior
Hp	Hippocampus
HRP	Horseradish peroxidase (Meerrettich Peroxidase)
HV	Hyperstriatum ventrale
HVVv	Hyperstriatum ventrale ventro-ventrale
IHA	Nucleus intercalatus hyperstriati accessorii
IMHV	Hyperstriatum ventrale, pars intermedialis-mediale
INP	Nucleus intrapenduncularis
LA	Nucleus lateralis anterior thalami
LF	Lateraler Funiculus
LFv	Lateraler Funiculus, ventraler Teil
LFM	Lamina frontalis suprema
LFS	Lamina frontalis superior
LH	Lamina hyperstriatica
LL	Lemniscus lateralis
LM	Lemniscus medialis
LMD	Lamina medullaris dorsalis
LoC	Locus coeruleus



LPD	Lobus parolfactorius
L I-IX	Laminae des spinalen Grau
MGmc	Corpus geniculatum mediale, pars magnocellularis
N	Neostriatum
NC	Neostriatum caudale
NF	Neostriatum frontale
NI	Neostriatum intermedium
n.X	Nucleus motorius dorsalis nervi vagi
OPT	Nuclei optici principalis thalami dorsalis
Ov	Nucleus ovoidalis
PA	Paleostriatum augmentatum
PMI	Nucleus paramedianus internus thalami
Po	Nucleus posterior
PP	Paleostriatum primitivum
PrV	Nucleus sensorius principalis nervi trigemini
PSDC	Postsynaptic dorsal column (system)
PST	Peri-Stimulus-Time (Histogramm)
QF	Tractus quintofrontalis
RITC	Rhodamin-isothiocyanat
Rt	Nucleus rotundus
S	Nucleus solitarius
SPC	Nucleus superficialis parvocellularis
SRT	Nucleus subrotundus
T	Nucleus triangularis
Th1/2	Thoracalsegmente 1 und 2
TMB	Tetramethylbenzidin
TPc	Nucleus tegmenti pendunculo-pontinus, pars compacta
TSM	Tractus septomesencephalicus
TTD	Nucleus et tractus descendens nervi trigemini
Va	Vallecula
VB	Ventrobasal - Komplex
VPL	Nucleus ventroposteriolateralis
VSCT	Ventral spinocerebellar tract
WGA-HRP	Weizenkeim agglutiniertes HRP (s.o.)

Ba	Bauch
Bn	Bein
BN RE	rechtes Bein
FL RE	rechter Flügel
Fl v	Flügelvorderkante
Ha	Hals
Sch	Schwanz
SF	Schwungfedern

c	caudal
d	dorsal
i, ip	ipsilateral
k, ko	kontralateral
l	lateral
m	medial
r	rostral
v	ventral

1. EINLEITUNG

Das somatosensorische System der Wirbeltiere kann in einen spinalen und in einen trigeminalen Bereich unterschieden werden. Über die zentrale Verarbeitung somatosensorischer Information beim Vogel ist, mit Ausnahme der trigeminalen Seite, bisher wenig bekannt. Im Vergleich zum Säuger ist vor allem der Ursprung und der Verlauf der spinalen aufsteigenden Bahnen erst in Ansätzen untersucht, und es gibt noch keine Hinweise für spezifische thalamische Relaystationen und telencephale Projektionsgebiete, wie sie beim Säuger im Ventrobasalkomplex (VB) des Thalamus und in den somatosensorischen Cortices SI und SII zu finden sind.

Von den bedeutensten sensorischen Systemen, die beim Säuger jeweils ein eigenes, spezifisches Projektionsareal im Cortex besitzen (visuelles, auditorisches und somatosensorisches), sind nur das visuelle und das auditorische beim Vogel bereits genauer untersucht und die meisten Stationen zwischen Rezeptor und primärem telencephalem Repräsentationsgebiet bekannt.

Da in der vorliegenden Untersuchung neben dem somatosensorischen System auch Interaktionen mit dem auditorischen und visuellen System überprüft werden, sollen nachfolgend, vergleichend mit den Verhältnissen beim Säuger, außer dem somatosensorischen System auch kurz diese beiden Systeme des Vogels vorgestellt werden.

Das somatosensorische System

Das somatosensorische System kann in einen peripheren und einen zentralen Abschnitt unterschieden werden. Der periphere Teil setzt sich zusammen aus den Rezeptoren in Haut oder subcutanen Organen und aus den distalen und proximalen Axonkollateralen der pseudounipolaren Ganglienneurone. Die periphere Seite wird noch einmal in Oberflächen- und Tiefensensibilität unterschieden. Im Dienste der Oberflächensensibilität stehen nur Rezeptoren, die sich in der Haut befinden, Rezeptoren in den Muskeln, Gelenken und Eingeweiden dienen der Tiefensensibilität und gehören funk-

tionell anderen Systemen an. Sie werden bei weiteren Betrachtungen nicht berücksichtigt.

Unterschiedliche Hautrezeptoren, wie Mechano-, Thermo- und Schmerzrezeptoren sind beim Säuger seit langem bekannt und sind, wie zusammenfassend von Necker ('83) dokumentiert, auch für den Vogel nachgewiesen. Morphologisch werden diese in freie Nervenendigungen, Merkelzellen und Herbstkorpuskel differenziert, und nach dem Entladungsmuster werden sie in zwei langsam adaptierende (SA I, SA II), einen schnell adaptierenden (RA) und ein sehr schnell adaptierenden Mechanorezeptor-Typ (Vibrationsrezeptor), sowie in Kalt-, Warm- und Schmerzrezeptoren unterschieden. Von den Mechanorezeptoren sind der SA I- und der RA-Typ außer im Schabel auch in der befiederten Haut nachgewiesen und besitzen dort sowohl kleine (ein Federfollikel), als auch größere rezeptive Felder.

Von Necker und Meinecke ('84) vorgenommene elektrophysiologische und elektronenmikroskopische Untersuchungen haben gezeigt, daß es in den peripheren Nerven vier verschiedene Fasertypen gibt: große Fasern mit dicker Myelinscheide, kleine mit dicker Myelinisierung, kleine mit dünner Myelinisierung und unmyelinisierte Axone. Die dünn myelinisierten Fasern mit einem Durchmesser von 2 μ m machen mit 90% den Hauptanteil aus. Anhand der Leitungsgeschwindigkeit konnten Fasern mit 30, 12, 4 und 0.5m/s unterschieden werden und wurden als A β -, A γ -, A δ - und C-Fasern klassifiziert. Dies entspricht in etwa den Verhältnissen beim Säuger, mit dem Unterschied, daß die Fasern beim Säuger generell dicker sind und eine höhere Leitungsgeschwindigkeit besitzen.

Die zentralen Äste der Ganglionzellaxone treten über die Hinterwurzeln ins Rückenmark ein. Hier findet bei den meisten eine nochmalige Aufzweigung statt. Ein Teil der Axonkollateralen zieht in den Hinterstrang (DF - Dorsaler Funiculus) und endet erst in den Hinterstrangkernen (DCN - Dorsal Column Nuclei, GC-Komplex - nn. gracilis et cuneatus), die anderen enden nach wenigen Segmenten in der grauen Substanz des Rückenmarks (Kühn und Trendelenburg, '11; van den Akker, '70; Leonard und Cohen, '75b). Wie beim Säuger ziehen nur große Fasern (A β) nach medial um das Hinterhorn herum, terminieren in dessen tieferen Schichten (mediale Lamina

IV und V) und geben Kollateralen in den DF ab, kleinere Fasern laufen lateral um den Kopf des Hinterhorns herum und bilden Terminalen in den oberen Schichten (Lamina I - III) (Necker, '85a). Mit Meerrettich-Peroxidase Behandlung peripherer Nerven konnte demonstriert werden, daß die dichteste Termination in den Laminae I - III besteht, und daß die Lage der Terminationsfelder bei Behandlung unterschiedlicher Nerven deutlich verschieden ist (Necker und Schermuly, '85; Wild, '85). Ähnlich wie beim Säuger antworten Neurone der tieferen Schichten (L IV, V) nur auf mechanische Reizung und erhalten einen Input von schnell adaptierenden Rezeptoren, wohingegen Neurone der Lamina I durch mechanische wie thermische Schmerzreize, aber auch durch niederschwellige mechanische Reize erregt werden (Necker, '85b).

Der zentrale Teil des somatosensorischen Systems beginnt mit den Neuronen zweiter Ordnung im spinalen Grau und in der Medulla und endet mit den Projektionsgebieten im Vorderhirn.

In Abbildung 1 sind den Verhältnissen beim Säuger (A) die derzeitigen Befunde der somatosensorischen Projektionen beim Vogel (B,C) gegenüber gestellt. Beim Säuger kann eine klare Unterscheidung in verschiedene spinale Bahnen vorgenommen werden, da deren Ursprung, Termination und funktionelle Eigenschaften hinreichend bekannt sind (Boivie und Perl, '75; Willis und Coggeshall, '78; Brown, '81; Paxinos, '85). So können epikritische, lemniscale Bahnen (Hinterstrang-Bahn/medialer Lemniscus (LM), neospinothalamische Bahn) mit Termination in spezifischen thalamischen Relaykernen (VPL) von nicht lemniscalen Bahnen unterschieden werden, die Projektionen zu unspezifischen Hirnregionen besitzen (Formatio reticularis, mediale Bereiche von Mittel- und Zwischenhirn).

Beim Vogel wurden bisher nur mit der Degenerationsmethode lang aufwärts ziehende, spinale Fasern demonstriert (Kühn und Trendelenburg, '11; van den Akker, '70). Primäre Afferenzen projizieren ebenfalls über den Hinterstrang bis zum GC-Komplex, und sekundäre Fasern aus dem spinalen Grau projizieren beidseitig in die lateralen und ventralen Funiculi und streben hauptsächlich dem Kleinhirn zu. In ihrem Verlauf verlagern sich alle aufsteigenden Bahnen von ventral nach dorsal, so daß sie im oberen Cervicalmark nur noch im dorsolateralen Funiculus (DLF) anzutreffen sind.

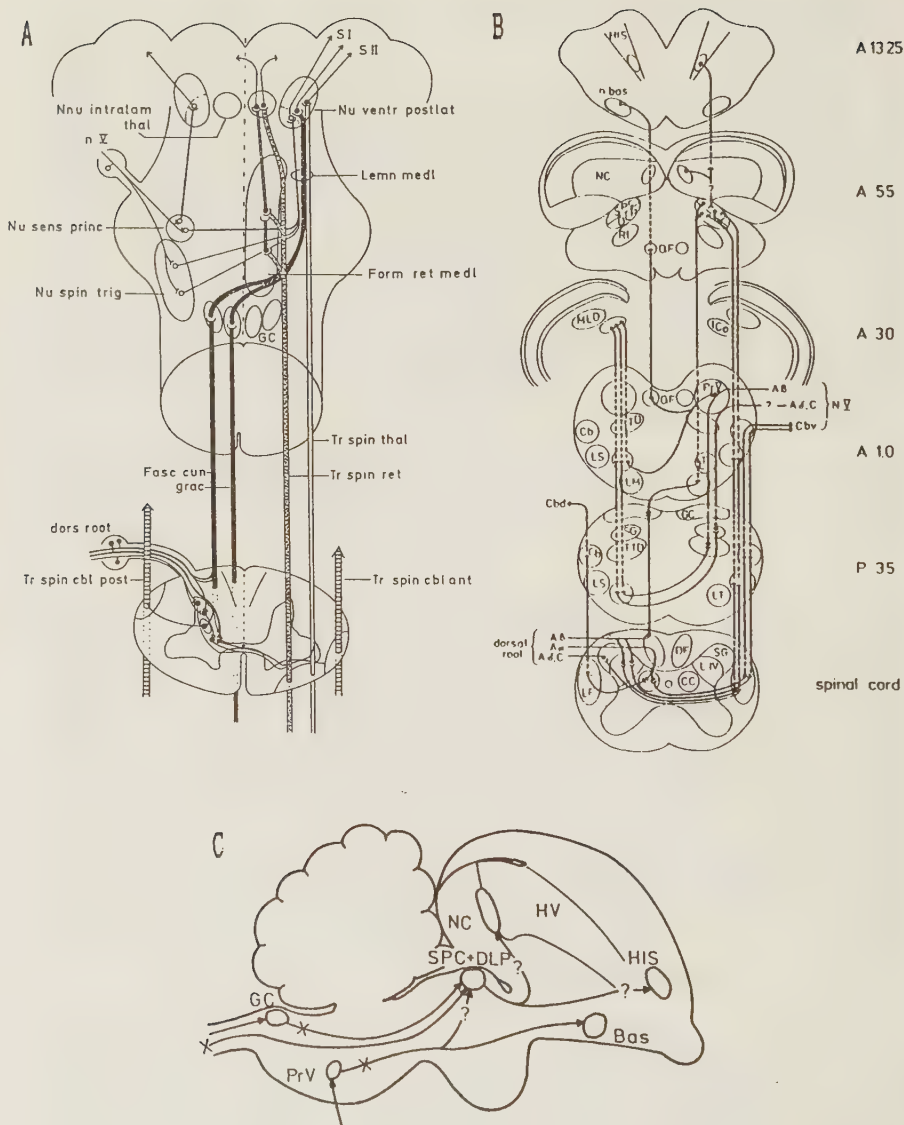


Abb. 1: Schematische Darstellung des somatosensorischen Systems mit den wichtigsten spinalen und trigeminalen aufsteigenden Bahnen (A) beim Säuger (Nieuwenhuys et al., '78) und (B) soweit bisher bekannt beim Vogel (Necker, '83). (C) Afferente Verbindungen der somatosensorischen Vorderhirngebiete beim Vogel in einer Sagittalansicht (nach Delius und Bennetto, '72).

Eine vom GC-Komplex weitergehende, gekreuzte Projektion zieht im medialen Lemniscus zum rostrrodorsalen Thalamus (Wallenberg, '04; Zecha, '66) und terminiert im N. dorsolateralis posterior thalami (DLP) und rostromedial vom N. rotundus (Rt) im medialen Teil des N. dorsolateralis anterior (DLA/DLM, Wild, '83a). Nach Hemisektion des cervicalen Rückenmarks konnte Karten ('63) weitere aufsteigende Fasern zu mehreren Strukturen in Formatio reticularis und Mittelhirn und in geringer Zahl auch als spinalen Lemniscus zu den thalamischen Nuclei superficialis parvocellularis (SPC) und DLP und zu einer Region medial vom Rt verfolgen.

Innerhalb des spinalen somatosensorischen Systems sind bisher zwei responsive Gebiete im Vorderhirn des Vogels beschrieben worden, das eine liegt medial im caudalen Telencephalon und das andere rostral in einer Region, die als "Wulst" bezeichnet wird. Der Wulst nimmt bei der Taube einen kleinen dorsomedialen Bereich auf dem vorderen Abschnitt der Hemisphären ein und grenzt sich nach lateral durch eine kleine Rinne (Vallecula) vom übrigen Telencephalon ab. Er besteht aus drei nach medial abfallenden Zellschichten, die von dorsal nach ventral mit Hyperstriatum accessorium (HA), Hyperstriatum intercalatus superior (HIS) und Hyperstriatum dorsale (HD) bezeichnet sind.

Bezüglich der Lokalisation des caudalen somatosensorischen Gebietes gibt es unterschiedliche Auffassungen. In Untersuchungen an der Taube leiteten Erulkar ('55) und Delius und Bennetto ('72) evozierte Feldpotentiale aus den medialen Bereichen des rostralen Neostriatum caudale (NC) ab, Rehkämper und Necker ('82) fanden somatosensorisch responsive Neurone und Funke ('83) evozierte Feldpotentiale im Hyperstriatum ventrale (HV) dorsal des NC, und Wild ('87b) beschrieb ein somatosensorische Areal ebenfalls medial im NC, aber auch im Neostriatum intermedium (NI) rostral davon. Ein entsprechendes Gebiet wurde von Felix et al. ('83) bei der Gans im NC und im Paleostriatum augmentatum (PA) anhand evozierter Feldpotentiale lokalisiert.

Somatosensorische Antworten im rostralen Wulst wurden bisher nur von Delius und Bennetto ('72), Karten et al. ('78) und von Wild ('87b) untersucht. Die kürzlich veröffentlichten Befunde von Wild verdeutlichen, daß das responsive Areal im lateralen HA und

nicht, wie vorher angenommen, im HIS liegt und geben erste Hinweise für eine topographische Ordnung dieser somatosensorischen Repräsentation. Mit anatomischen und teils auch elektrophysiologischen Untersuchungen konnte Wild demonstrieren, daß eine Unter-einheit des DLA, der N. dorsalis intermedius ventralis anterior thalami (DIVA, Karten et al., '78), zum rostralen Wulst ins laterale HA projiziert, wohingegen Efferenzen hauptsächlich aus dem caudalen Teil des DLP und aus dem N. ovoidalis (Ov) im Bereich des medialen NI/NC des hinteren Gebietes terminieren.

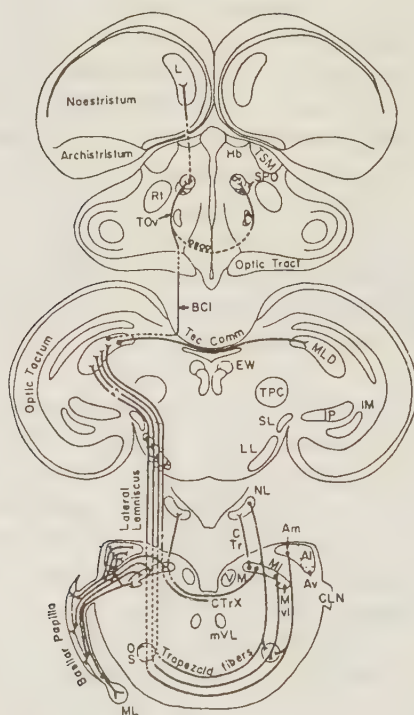


Abb. 2: Schematische Zusammenfassung der auditorischen aufsteigenden Bahnen im ZNS des Vogels (nach Karten, '74).

Das auditorische System

Das Schema in Abbildung 2 zeigt eine von Cohen und Karten ('74) vorgenommene Zusammenfassung der anatomischen Verbindungen im auditorischen System des Vogels. Ausgehend von den Cochlea-Kernen im Hirnstamm ziehen Axone von Neuronen zweiter Ordnung kontralateral über den lateralen Lemniscus (LL) zum N. mesencephali lateralis pars dorsalis (MLd) und von dort über den Ov im Thalamus weiter zum primären auditorischen Projektionsgebiet **Feld L** im Vorderhirn. Das Feld L liegt im caudalen Neostriatum und wurde erstmal von Rose ('14) in einer anatomischen Untersuchung vom NC abgegrenzt und benannt.

Über alle Stationen der akustischen Bahn bleibt eine tonotope Ordnung erhalten. Der MLd wird als homologe Struktur zum Colliculus inferior betrachtet und der Ov dem Corpus geniculatum mediale im Thalamus des Säugers gleichgesetzt. Eine eindeutige homologe Beziehung des Feldes L zum auditorischen Cortex konnte bisher nicht herausgearbeitet werden. Neuere anatomische und elektrophysiologische Untersuchungen haben demonstriert, daß innerhalb des Feldes L eine tonotope Organisation besteht (Bonke et al., '79; Scheich, '83; Müller und Leppelsack, '85; Rübsamen und Dörrscheid, '86), und die elektrophysiologischen Befunde haben gezeigt, daß auf dieser Ebene nicht nur reine Töne, sondern auch komplexe Laute mit Zellentladungen beantwortet werden.

Neben diesem vorrangigen akustischem Zentrum im caudalen Vorderhirn existiert noch ein zweites auditorisches Projektionsgebiet im frontalen Neostriatum (Delius et al., '79; Kirsch et al., '80) mit afferenter Verbindung zum Nucleus des lateralen Lemniscus (Arends und Zeigler, '86).

Das visuelle System

Das visuelle System des Vogels unterteilt sich in zwei nahezu unabhängige Systeme. Wie in Abbildung 3 dargestellt, münden die retinalen primären Afferenzen in eine thalamofugale und in eine tectofugale Bahn mit Projektionsfeldern im Vorderhirn. Die Projektion über die rostralen dorsolateralen Thalamuskern (DLA,

bzw. OPT) zum Wulst weist große Ähnlichkeit mit der beim Säuger vorliegenden Projektion über das Corpus geniculatum laterale zum striatalen Cortex auf und scheint eine homologe Entwicklung zu sein (Karten et al., '73; Miceli et al., '79; Bagnoli und Burkhalter, '83).

Die zweite, tectofugale, Bahn geht vom Tectum über den Nucleus rotundus zum Ektostriatum (E), einer differenzierten Zellpopulation des Neostriatums. Wie der thalamofugalen Bahn wird auch dieser Bahn ein lemniscaler Charakter zugeschrieben (Cohen und Karten '74). Beim Säuger dominiert zwar das geniculäre System, jedoch ist eine "tectofugale" Bahn ausgehend von den äußeren Schichten des Colliculus superior über den N. pulvinaris zum peristriatalen Cortex in ähnlicher Form vorhanden.

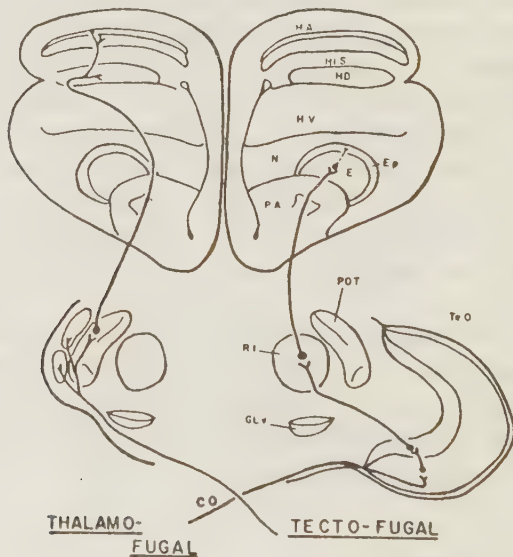


Abb. 3: Schematische Zusammenfassung der visuellen aufsteigenden Bahnen im ZNS des Vogels (nach Karten, '69).

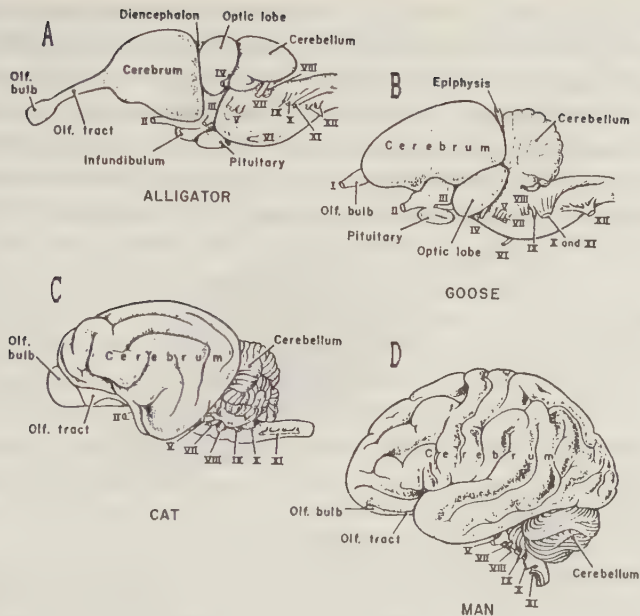


Abb. 4: Schematische Darstellung (A) eines Reptilienhirns, (B) eines Vogelhirns, (C) eines Säugerhirns und (D) des menschlichen Gehirns zum Vergleich der relativen Größen verschiedener Gehirnabschnitte (aus Prosser, '73).

Wie vorangehend geschildert besitzt das Vogelhirn gut entwickelte spezifische visuelle und auditorische Systeme, die in ihrer Anatomie und Physiologie lemniscale Eigenschaften haben und durchaus mit den beim Säuger vorherrschenden Systemen vergleichbar sind. Wenn der periphere Teil im somatosensorischen System des Vogels den Verhältnissen beim Säuger auch sehr ähnlich ist, so wissen wir doch noch zu wenig über die zentrale Verarbeitung, als daß ein Vergleich mit dem Säuger vorgenommen werden kann.

Im Hinblick auf phylogenetische Fragestellungen liegt ein besonderes Interesse vor, diese Lücken zu schließen, denn der Vogel nimmt in der stammesgeschichtlichen Entwicklung eine Sonderstellung ein. Da er sich, ausgehend von reptilienhaften Vorfahren, seit dem Mesozoikum parallel zum Säuger weiterentwickelt hat,

stellt sich die Frage, ob sich in Anpassung an die andere Anatomie und Lebensweise auch andere zentralnervöse Strukturen entwickelt haben, oder ob ein bestehendes Grundprinzip mit homologen Strukturen weiterbesteht. Da keine Übergangsformen zwischen Reptilien und Säugern bekannt sind, könnten zudem die Verhältnisse im Vorderhirn des Vogels entscheidende Erkenntnisse bezüglich der Entwicklung des hoch organisierten Säugerhirns bringen.



Abb. 5: Schematische Darstellung des Taubengehirns in einer sagittalen Schnittebene nahe der Mittellinie. Senkrecht straffiert palliale Strukturen mit dem Wulst im rostralen Teil und Hippocampus im caudalen Bereich. Waagerecht straffiert die Basalganglien und punktiert der "Dorsal Ventricular Ridge".

Deutliche Unterschiede in der Hirnentwicklung weisen vor allem die Telencephali dieser beiden Wirbeltierklassen auf (Abb. 4). Während beim Säuger ein großflächiger, mehrschichtiger Neocortex entstand, liegt beim Vogel noch eine Organisation vor, die der der Reptilien ähnlich ist. Das Vorderhirn ist recht massiv und besteht, ohne eine echte Rindenstruktur auszubilden, nur aus einer großen, recht uniformen Zellansammlung, die von laminären Strukturen durchzogen ist. Es gliedert sich grob gesehen in einen paleostriatalen Bereich, der die Basalganglien umfaßt, in einen neo- und hyperstriatalen Bereich, der zusammen genommen den "Dorsal Ventricular Ridge" bildet (DVR; siehe Ulinsky, '83), und in eine Region, die als "Wulst" bezeichnet wird und am ehesten corticalen Charakter hat (Karten, '69) (Abb. 5). Die dominierenden Strukturen im Vorderhirn von Säuger und Vogel haben offenbar in der Ontogenese einen unterschiedlichen Ursprung. Während der Cortex eine Bildung der dorsalen, pallialen Zellschicht ist, ist der DVR ein Derivat der Basalganglien (siehe auch Starck, '82). Nur der meist kleine Wulstbereich ist beim Vogel pallialen Ursprungs.

Zielsetzung

Diese Arbeit hatte zum Ziel, im Hinblick auf die zuvor geschilderten Aspekte, weitere somatosensorische Verbindungen im ZNS des Vogels nachzuweisen und die bis dahin zwar bekannten, aber nicht eingehender untersuchten Projektionsareale im Vorderhirn genauer abzugrenzen und grundsätzliche Eigenschaften in ihrer neuronalen Informationsverarbeitung aufzuzeigen.

Eine elektrophysiologische Untersuchung der beiden telencephalen Projektionsgebiete durch die Registrierung von evozierten Feldpotentialen und Single- und Multi-Units sollte sich sinnvoll durch den Nachweis afferenter Verbindungen über den retrograden Transport neuronaler Tracersubstanzen ergänzen. Weiterhin war beabsichtigt, mit gezielten Läsionen im oberen cervicalen Rückenmark den Beitrag der spinalen Bahnen an der Übermittlung somatischer Information festzustellen und gleichzeitig, mittels HRP-Behandlung, den Ursprung dieser aufsteigenden Bahnen zu ermitteln.

Ein Teil der Ergebnisse wurde auf Tagungen vorgetragen bzw. publiziert:

Funke, K. (1985) Somatosensorische Potentiale aus dem Vorderhirn der Taube. Poster, Neurobiologen Tagung, Göttingen.

Funke, K. (1987) Evoked responses and afferent connections of two somatosensory areas in the pigeons forebrain. In: New Frontiers in Brain Research, N. Elsner and O. Creutzfeldt (Eds.), Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York, p. 197.

Funke, K. and R. Necker (1985) Somatosensory responses from the pigeons caudal telencephalon. Pflügers Arch. Suppl. to Vol. 406, R17.

Funke, K. and R. Necker (1986) Cells of origin of ascending pathways in the spinal cord of the pigeon. Neurosci. Lett. 71, 25-30.

2. MATERIAL und METHODE

2.1. Versuchstiere

Als Versuchstiere dienten ausschließlich Haustauben (*Columba livia*, forma domestica; Abb. 6) beiderlei Geschlechts, die aus der Brieftauben-Zucht kamen. Es handelte sich dabei um erwachsene Tiere im Alter von 1 bis 10 Jahren mit einem Körpergewicht von 380 bis 570 g. Erst kurz vor Versuchsbeginn und zwischen den Versuchstagen wurden die Tauben in kleinen Käfigen (ca. 60x60x40 cm, BxTxH) untergebracht, ansonsten befanden sie sich in großen Freilandvolieren.

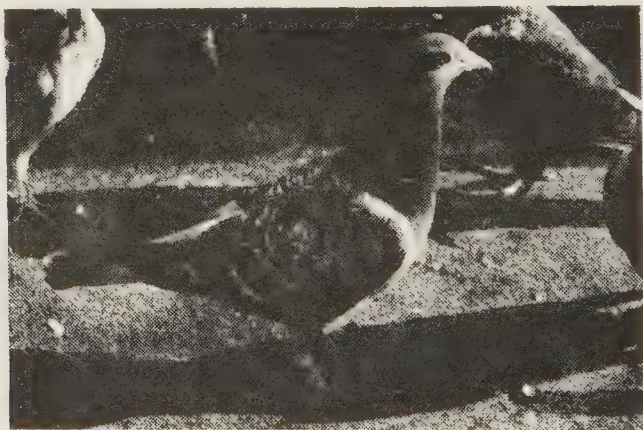


Abb. 6: *Columba livia*, forma domestica.

2.2. Narkose und Präparationen

2.2.1. Narkose

Alle notwendigen operativen Eingriffe am Tier und ein Teil der Ableitungen wurden unter Vollnarkose vorgenommen. Als Anästhetikum wurde entweder Halothan (Rhodialothan, Rhone-Poulenc), oder Urethan, oder eine Kombination aus beiden angewandt. Bei operati-

ven Eingriffen wurde, wegen der besseren Dosierbarkeit und der schnelleren Wirkung, stets Halothan verwendet. Die Konzentration des Narkosegases betrug in der Regel 1.5 - 2.5 Vol-%, bei gleichzeitiger Urethangabe etwas niedriger. Die Ventilation über den Halothan-Verdampfer (Vapor 19, Dräger) erfolgte bei selbständiger Atmung des Tieres im halbgeschlossenen System, wie von Bilo et al. ('72) beschrieben, über einen Tracheatubus. Urethan wurde intramuskulär in zwei Fällen angewandt: Als tiefe Narkose bei der Perfusion (siehe unten) in einer Dosis von 2.5 g/kg, und unter Ableitbedingung als leichte Langzeit-Narkose in einer Dosis von maximal 0.5 g/kg Körpergewicht.

2.2.2. Implantation

Zum Implantieren von Elektroden oder einer Kopfkammer wurde der Kopf des narkotisierten Tieres in einer stereotaktischen Apparatur (Kopf) fixiert. Nach Entfernen der Federn wurde die Kopfhaut in Körperlängsrichtung eingeschnitten und auseinandergezogen. Mit einer stabilen Pinzette wurde der Schädelknochen partiell abgetragen, möglichst ohne dabei die Dura mater zu verletzen. Für die spätere Registrierung von Feldpotentialen am wachen Tier wurden nun ein oder mehrere lackisolierte, rostfreie Stahldrähte (0.1 mm Durchmesser) senkrecht eingestochen und mit Zahnzement fixiert. Als indifferente Elektrode diente eine kleine Stahlschraube, welche caudal des Vorderhirns in die Schädeldecke eingesetzt wurde. Alle Elektroden wurden in einem Steckerblock zusammengefaßt, der ebenfalls mit Zahnzement auf dem Schädel befestigt wurde.

Zum Zweck chronischer Single- und Multi-Unit Ableitungen am wachen Tier wurde eine verschließbare Stahlkammer gewöhnlich waagrecht über einem möglichst kleinen Loch in der Schädeldecke mit Zahnzement fixiert.

2.2.3. Läsionen

Zur Durchführung der Rückenmarks-Läsionen mußte ein Wirbel im oberen Halsbereich (C3-C5) von dorsal her laminektomiert, und die der Dura des Rückenmarks aufliegende Vene abgebunden werden. Nach Öffnen der Dura wurde der Bereich der weißen Substanz, welcher unterbrochen werden sollte, durch zwei longitudinale, radial ge-

richtete Schnitte von den übrigen Faserzügen getrennt und anschließend mit einer Iridektomieschere transversal durchtrennt.

2.2.4. Perfusion

Die präparativen Vorbereitungen für die Perfusion der Tauben fanden unter tiefer Urethan-Narkose (2.5 g/kg) statt. Die Perfusions-Lösungen wurden unter einem Druck von ca. 100 mm Wassersäule durch die linke Herzkammer in den Kreislauf gebracht und über die Vena jugularis auf der rechten Halsseite wieder entlassen. (Weiteres siehe Anatomie).

2.3. Technischer Aufbau (Abb. 7)

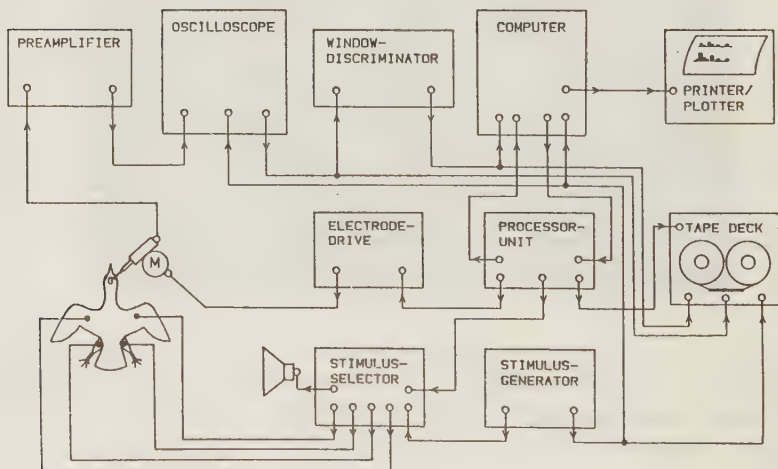


Abb. 7: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus am Beispiel der elektrischen Reizung an allen vier Extremitäten. Ableitung über elektrohydraulisch getriebene Mikroelektrode und Aufzeichnung der verstärkten Originalsignale und der vom Window-Discriminator erzeugten TTL-Pulse auf Magnetband. Der Computer übernimmt zusammen mit der Prozessor-Unit die zentrale Steuerung des Versuchablaufs und gibt von jeder aufgezeichneten Messung ein Dot-Display oder ein PST-Histogramm über den Matrixdrucker aus. Über die Prozessor-Unit (entwickelt von M. Ebbinghaus) werden Bandgerät, Elektrodenvortrieb und Reizauswahl geschaltet.

2.3.1. Ableitung

Die Registrierung von evozierten Feldpotentialen oder Zell-Entladungen wurde grundsätzlich mit zwei verschiedenen Elektroden-typen vorgenommen. Lackisolierte, 0.1 mm dicke, rostfreie Stahl-drähte wurden zur großräumigen Aufnahme von Feldpotentialen benutzt und häufig für chronische Ableitungen mit Zahnzement am Schädel fixiert. Mit 4-molarer NaCl-Lösung gefüllte Glaskapilla-ren von 4-10 MOhm dienten zur Registrierung von Single- und Multi-Unit Aktivität, sowie zur mehr lokalen Aufnahme von Feld-potentialen. Die Signale durchliefen einen Impedanzwandler - Vorverstärker (M701, W.P.Instr. Inc, Hamden, Conn., USA) und wurden auf einem Oszilloskop (Tektronix, 565, 3A9), bei einer Verstärkung von 0.1 mV/Div, unter geeigneter Filterung darge-stellt (Durchlaß 10-1000 Hz für Feldpotentiale und 1000-10000 Hz für Spikes). Ein Window-Discriminator (Modell 121, W.P. Instr. Inc) wandelte überschwellige Spikes aus der Originalspur in TTL-Signale um, die alternativ zur Originalspur zur on-line Rechner-analyse (Plessey Micro-1, LSI11, Digital Equipment) benutzt und auf Magnetband aufgezeichnet wurden (Bandgerät: Racal 7D). Als Rausch-Signalabstand zum Discriminations-Fenster wurde die Höhe der Rauschamplitude gewählt.

2.3.2. Reizung

2.3.2.1. Die somatische Reizung

Sie umfaßte 3 Varianten, eine elektrische und zwei mechanische, wovon die elektrische und eine Luftstoß-Reizung getriggert und vom Rechner gesteuert gegeben werden konnte, während die letzte manuell erfolgte.

- Die elektrische Reizung erfolgte mittels rostfreier Stahlnadeln (Insektennadeln), die paarweise und mit einem Steckanschluß ver-sehen dicht neben oberflächigen Hautnerven in die befiederte Haut eingestochen wurden (siehe auch Abb. 7 und 14). Im Flügel war dies der Nervus cutaneus antebrachii lateralis, welcher, in der Ellenbeuge sichtbar, als Seitenast des Nervus radialis zur basa-len Handschwinge zieht, und an der Innenseite des Unterschenkels

war dies ein Seitenast des Nervus saphenus. Bei einer Periode von 1 s und einer Impulsdauer von 0.5 ms wurde in der Regel eine Reizspannung im Bereich von 7-15 V gewählt, die gerade unter-schwellig für die Auslösung von Muskelzuckungen war, aber über-schwellig für alle Axone des gereizten Hautnerven. Erzeugt wurde der Reizpuls durch eine Geräte-Kombination aus Intervall-Genera-tor, Puls-Modul und Isoliereinheit (Modelle 830, 831 und 850A, W.P. Instr. Inc.).

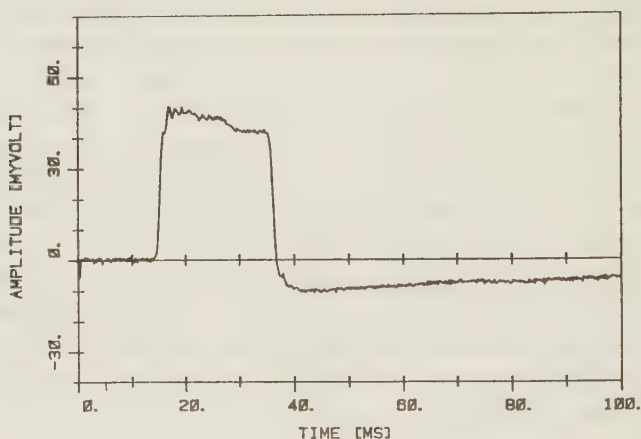


Abb. 8: Der zeitliche Verlauf des Luftpulses zur mechanischen Reizung der Befiederung gemessen an der Düsenspitze und aufgenommen über einen elektronischen Druckwandler und den A/D-Wandler des Rechners. Das zum Zeitpunkt 5 ms nach Trigger angesteuerte Ventil hat eine Verzögerungszeit von 10 ms und nach weiteren 2 ms hat der Luftstrom sein Maximum erreicht. Die Reizverzögerungszeit beträgt ausgehend vom Trigger also mindestens 17 ms, eher 1 bis 2 ms mehr bis zum Auftreffen der Luft auf der Befiederung.

- Die zweite Form der Reizung war mehr natürlicher Art. Kleine Bereiche der Befiederung konnten durch einen Luftstoß bewegt werden. Druckluft aus der Hausleitung wurde durch ein elektro-magnetisches Ventil in Pulsen abgegeben. Das Ventil wurde wie bei der elektrischen Reizung mit einem Delay von 5 ms nach dem Trig-gerpuls angesteuert. Der Luftstoß trat mit einer zusätzlichen Verzögerung von 12-13 ms an der Spitze der Düse aus und hatte die kürzestmögliche Dauer von 20 ms. Die totale Verzögerung beträgt also 17 - 18 ms, eventuell noch 1 - 2 ms mehr bis die Federn

durch den Luftstoß ausgelenkt werden. Zum zeitlichen Verlauf des Druckluft-Pulses siehe auch Abbildung 8. Im rechnergesteuerten Versuch wurde die Luft auf 5 verschiedene Partien der kontralateralen Körperhälfte gelenkt. Diese waren der Halsbereich, die Flügelvorderkante im Bereich der basalen Handschwinge, die Schwungfedern, die Schwanzfedern und die Außenseite des Unterschenkels und der angrenzende Bauch. Die Position der 5 Luftdüsen ist in Abbildung 15 zu sehen.

- Schließlich wurde zur besseren Lokalisation von rezeptiven Feldern manuell gereizt. Neben der Ausrichtung des Luftstoßes von Hand, wurden die Federn mit einer gebogenen Präpariernadel bewegt. Diese Form der Reizung war dem wachen Tier jedoch unangenehm, und konnte, um das Tier nicht zu beunruhigen, nur kurzzeitig angewendet werden.

2.3.2.2. Akustische Reizung

Als akustischer Reiz wurde nur ein Klick-Laut verwendet, der durch einen Rechteck-Puls von 0.5 ms Dauer erzeugt und von einem Lautsprecher frontal zum Tier abgegeben wurde. Ein weiterer akustischer Reiz war das Geräusch, welches durch den Luftstoß (vom Tier weggerichtet) und durch das Schalten der Ventile erzeugt wurde. Dieser Reiz wurde nur gegeben, wenn zuvor eine Zellantwort auf die Luftstoß-Reizung erfolgte, um zu überprüfen, ob die Zellantwort sich auf die akustische Reizkomponente bezog.

2.3.2.3. Optische Reizung

Die optische Reizung erfolgte in getriggelter Form durch eine gelbe Leuchtdiode, welche in einem Abstand von ca. 2 cm lateral vom kontralateralen Auge befestigt war. Ein kurzer Puls von 5 ms Dauer wurde, wie auch bei der akustischen Reizung, von dem Puls-Modul erzeugt.

Bei frei beweglichen Tieren mit implantierten Elektroden war diese Form der optischen Reizung nicht möglich, in diesem Fall wurde die Taube durch Handbewegungen vor dem Käfig optisch abgelenkt bzw. in einen Zustand erhöhter Aufmerksamkeit versetzt.

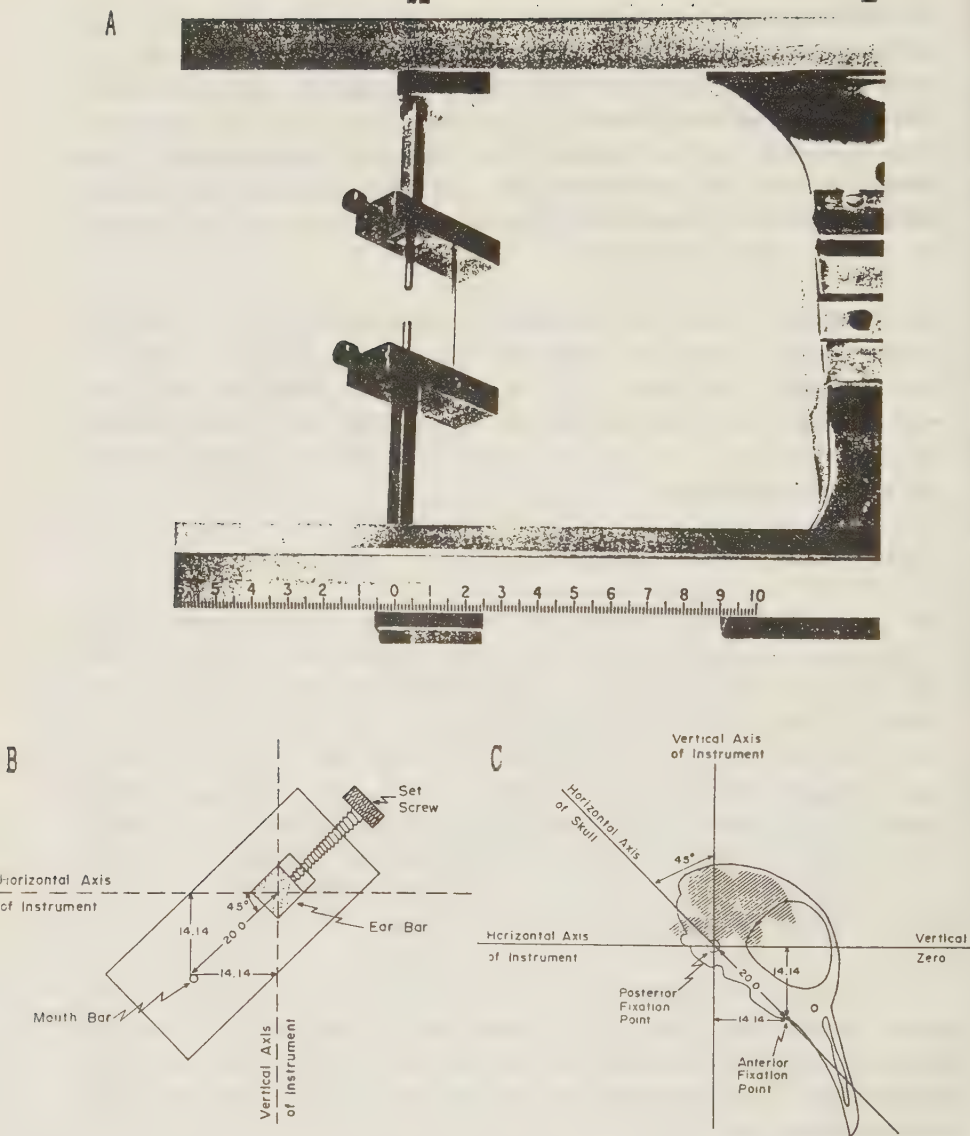


Abb. 9: (A) Abbildung der Kopf-Stereotaktik mit dem Revzin Adapter für die Taube, (B) schematische Darstellung des Revzin Adapters und (C) schematische Darstellung der Position von Schädel und Gehirn der Taube im Revzin Adaptor (entnommen dem Taubengehirn-Atlanten von Karten und Hodos, '67).

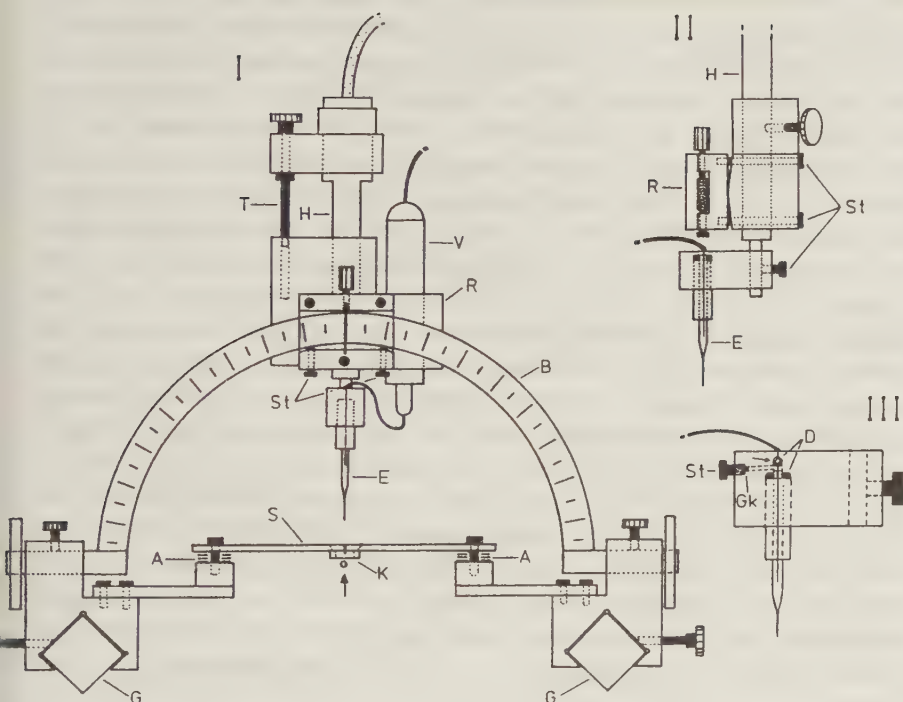


Abb. 10: (I) Schematische Darstellung der Winkelstereotaktik aufgesetzt auf die Gabel (G) der Kopf Stereotaktik. Ein halbkreisförmiger Bügel (B) kann in rostraler und caudaler Richtung geschwenkt werden und ein darauf sitzender Reiter (R) mit dem angekoppelten Elektrodenhalter nach lateral und medial verschoben werden. Die Elektroden spitze (E) bleibt dabei auf einen Punkt in der Mitte des Halbkreises gerichtet (Pfeil). Die Elektroden spitze kann durch 5 Stellschrauben (St) in ihrer Neigung in rostrocaudaler wie mediolateraler Richtung verändert werden und seitlich geschwenkt werden, um sie exakt auf einen Einstichpunkt zu zentrieren. Die Gehirnoberfläche kann durch Ausgleichsscheiben (A) unter dem Verbindungssteg (S) auf die Höhe des Halbkreismitelpunktes ausgerichtet werden. Weitere Bauelemente sind: T - Grobvortrieb, H - hydraulischer Vortrieb, V - Vorverstärker-Einheit, K - Kopfplatte.

(II) Seitliche Ansicht des Reiters mit Elektrodenhalter.

(III) Schematische Darstellung eines Elektrodenhalters zur Ableitung und Druckinjektion. St - Stellschraube, Gk - Gummikolben, D - Dichtungen (O-Ring), Pfeil - Befüllungs- bzw. Entlüftungsloch (verschließbar durch eine Schraube).

2.3.3. Die Winkelstereotaktik (Abb. 10)

Für die wiederholte Ableitung von Zell-Antworten am wachen Tier über längere Zeit war es nötig, eine Stereotaktik zu entwickeln, an die das Versuchstier schmerzfrei und doch sicher angeschlossen werden konnte. Die eine Hälfte bestand aus einer edelstählernen und verschließbaren Kopfplatte mit einer zentralen Kammer von 5 mm Durchmesser, die vor dem Versuch unter Narkose mittels Zahnzement auf dem Schädel befestigt wurde, die andere Hälfte bildete die eigentliche Stereotaktik. Während bei der herkömmlichen Apparatur (Kopf-Stereotaktik) die Elektrode linear anhand einer Millimeter-Einteilung in X-, und Y-Richtung verstellt wird, wird bei diesem System die Elektrodenlängsachse in beiden Richtungen in Winkelgraden gekippt. Die Elektroden Spitze bleibt dabei in einem einstellbaren Raumpunkt stehen. Es bietet sich so die Möglichkeit durch einen einzigen Einstichpunkt in der Gehirnoberfläche zahlreiche Elektrodenpenetrationen vorzunehmen und dabei einen kegelförmigen Raumsektor zu untersuchen. Der ganze Elektrodenhalter sitzt auf einem halbkreisförmigen Bügel, auf dem er zur Einstellung des einen Winkels verschoben werden kann, während zur Einstellung des Winkels in der anderen Richtung der ganze Bügel geschwenkt wird. Vorgetrieben wurde die Elektrode mit einer elektronisch gesteuerten Hydraulik, die kleinste Schritte von 1 μm zuläßt.

2.3.4. Versuchssteuerung

Die Steuerung für den automatisierten Versuchsablauf wurde zum einen durch ein Computer-Programm und zum anderen durch eine hardwaremäßige Steuereinheit vollzogen, wobei letztere die vom Rechner in Form eines Zahlencodes übermittelten Befehle in entsprechende Schaltvorgänge umsetzte.

2.3.4.1. Das Programm

Das Hauptprogramm wurde in FORTRAN geschrieben und diente zur online Registrierung von Zellantwort-Ereignissen, zur Abspeicherung und graphischen Darstellung der Ergebnisse und zur Steuerung von Elektrodenvorschub, Reizgabe und Magnetbandaufzeichnung. Weiter-

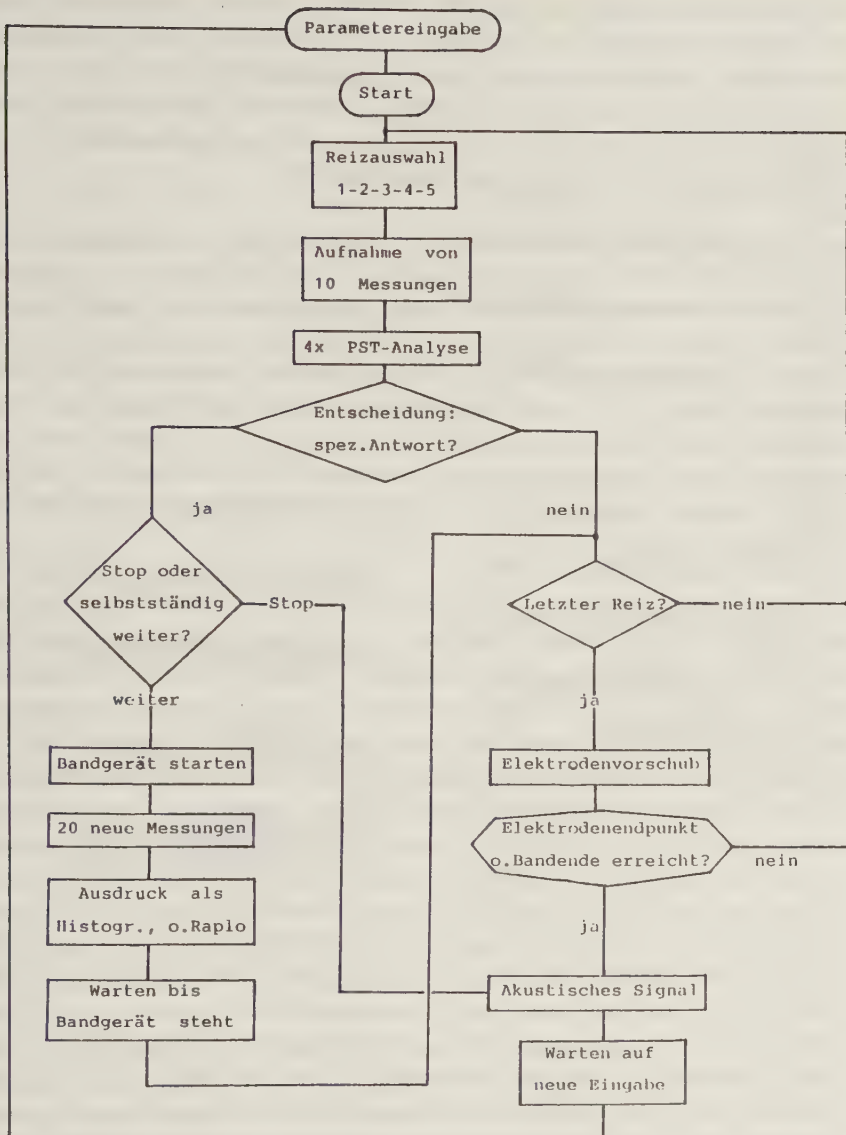


Abb. 11: Flußdiagramm für den Teil des Programms, der die automatische Suche und Registrierung von reizspezifischen Zellantworten steuert.

hin bot ein Analyseteil die Möglichkeit, bereits im Versuch reizbezogene (positive) Zellantworten zu selektieren. Ein Algorithmus errechnete stets die aktuelle Elektrodenposition und aus einem Kommentarmenue konnte zusätzliche Information abgespeichert oder ausgedruckt werden. Ein Ausschnitt des Programmablaufes ist in Abbildung 11 als Flußdiagramm dargestellt.

Die on-line Registrierung geschah mittels des A/D-Wandlers und wurde über einen separaten Clock-Eingang getriggert. Gemessen wurden die Latenzzeiten eines jeden Ereignisses seit dem Trigger (Start) Puls. Bei Bedarf wurden ebenfalls die Latenzzeiten eines jeden Einzel-Ereignisses und nicht bereits überarbeitete Daten abgespeichert, um so mehrere Möglichkeiten der Auswertung oder Darstellung offen zu haben. Desweiteren wurde von jeder positiven Messung eine Originalspur auf Magnetband aufgezeichnet, so daß auch zu einem späteren Zeitpunkt noch eine Betrachtung der Originalmessung möglich war.

Um die anfallende Datenmenge zu begrenzen wurde eine Analyse entwickelt, die direkt nach der on-line Aufnahme eine positive, d.h. eine reizbezogene Zellantwort, aus der nicht reizbezogenen Hintergrundsaktivität herausfilterte, egal ob diese Erregungssteigernder oder -hemmender Natur war. Nach Aufnahme von 10 hintereinander liegenden Messungen unter gleichen Bedingungen, wurden vier verschiedene PST-Histogramme (Peri-Stimulus-Time) von dieser Messreihe erstellt. Dabei wurde zunächst eine schmale Klassenbreite von 4 ms gewählt, um kurze, schmalbandige Antworttypen zu erfassen, dann wurde die Klassen-Einteilung um eine halbe Klassenbreite verschoben, um Antwortbänder, die genau auf eine Klassengrenze fielen besser zu treffen und schließlich wurde der Vorgang mit der doppelten Klassenbreite wiederholt, um auch diffusere, langgezogene Zell-Antworttypen mit zu erfassen. Bei jedem dieser Histogramme wurde der Mittelwert über alle Klassen festgestellt und dann die betragsmäßige Abweichung einer jeden Klasse vom Mittelwert bestimmt. Übertraf die Abweichung einen vorher festgelegten Wert, der in Abhängigkeit von der Zahl der Messdurchläufe die minimale Anzahl der in einer Klassenbreite überdurchschnittlichen Ereignisse angab, so lag hier eine reizbezogene Zell-Antwort oder Hemmung vor. Letztere konnte allerdings nur sicher ermittelt werden, wenn die Grundaktivität einen aus

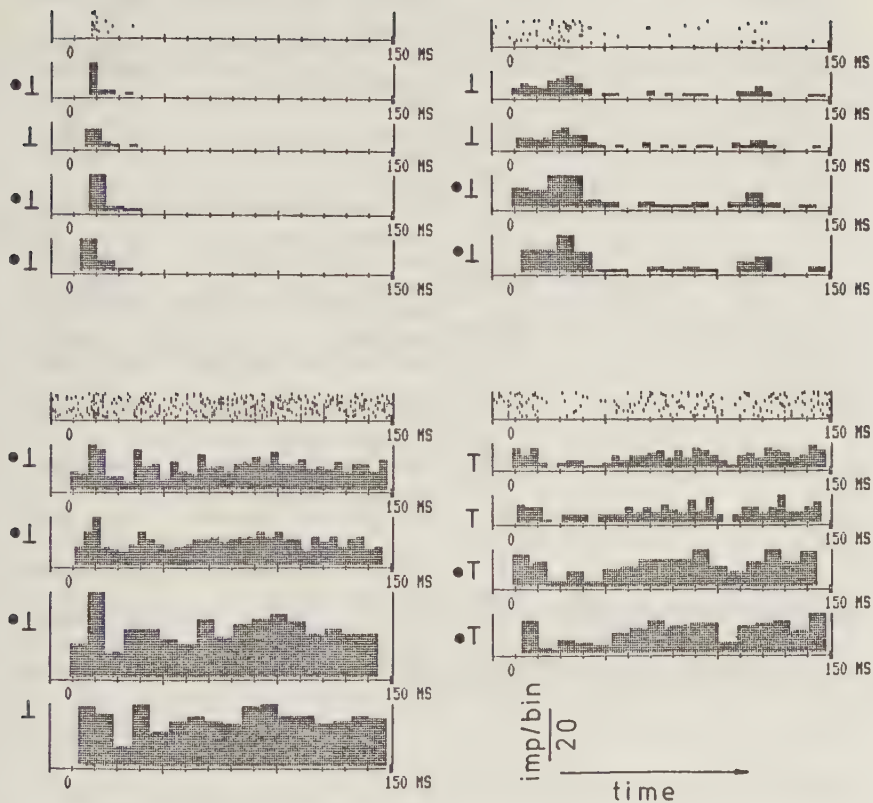


Abb. 12: Beispiele vier verschiedener Zellantwort-Charakteristiken in der Dot-Display Darstellung mit den jeweils vier dazu gehörenden PST-Histogramm-Analysen für die Findung einer reizspezifischen Zellantwort, erstellt über 20 Messungen. Die beiden oberen PST-H mit 4 ms Klassenbreite, die beiden unteren mit 8 ms. Jeweils das zweite um eine halbe Klassenbreite versetzt. Der waagerechte Balken zur linken markiert den Klassenmittelwert, der senkrechte die eingestellte Schwelle (7 Imp./Klasse) für exzitatorische Antworten nach oben und für inhibitorische (rechts unten) nach unten.

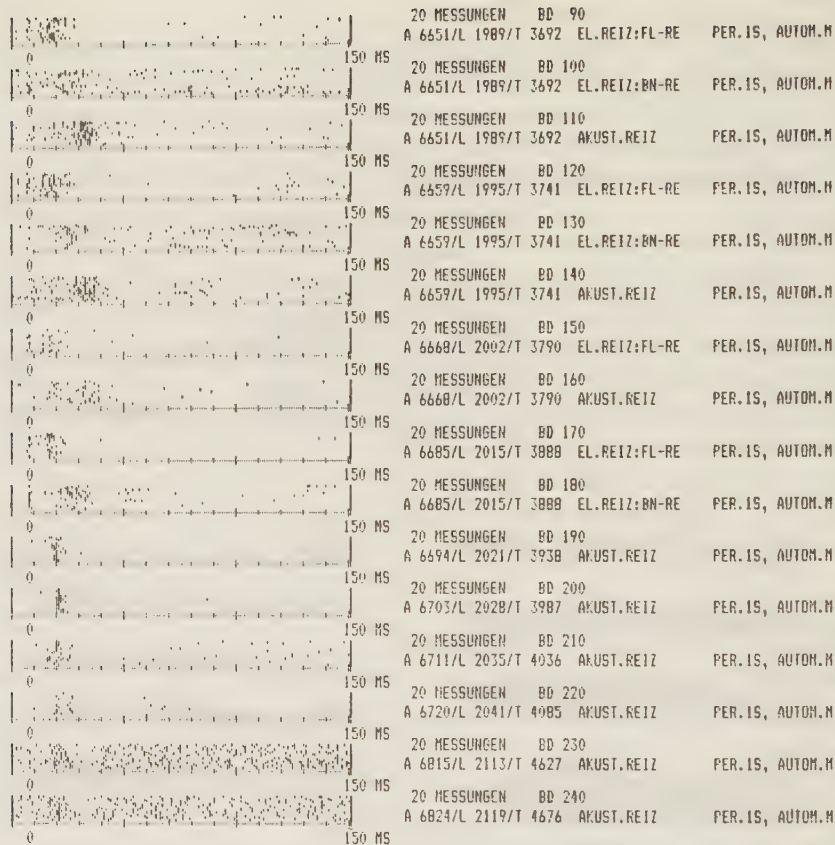
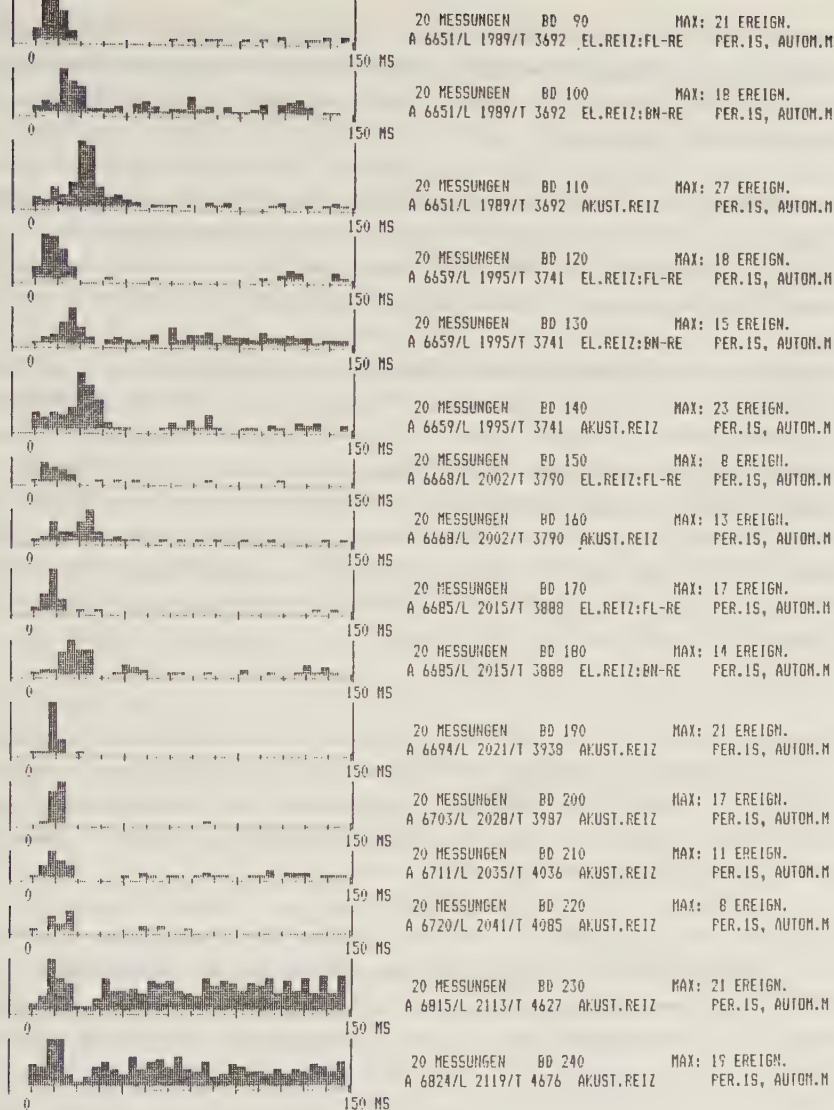


Abb. 13: Beispiele für während des Versuchsablaufes kontinuierlich ausgegebene (A) Dot-Display und zugehörige (B) Peri-Stimulus-Time-Histogram Ausdrücke.



reichend hohen Mittelwert ergab. Abbildung 12 zeigt beispielhaft 4 Zellantwort-Registrierungen verschiedenen Typs, die alle relativ schwach ausgeprägt sind, sich aber noch in der PST-Analyse unterscheiden lassen.

Die graphische Darstellung eines Mess-Ergebnisses konnte als PST-Histogramm oder als Dot-Display auf dem Terminal oder auf dem Drucker ausgegeben werden. Beispiele aus einer kontinuierlichen Messfolge zeigen die Abbildungen 13A und 13B.

Während beim Dot-Display noch jede einzelne Zellantwort als Punkt auf der Zeitachse in X-Richtung erscheint, da jeder Messdurchlauf übereinander dargestellt wird, liegt beim Histogramm bereits eine Auswertung vor, da hier in Zeitklassen aufsummierte Ereignisse in der Y-Richtung erscheinen. Die Klassenbreite konnte in Schritten von 1 ms variiert werden, und Reizartefakte am Anfang einer Messung konnten bei dieser Darstellungsform ausgeblendet werden. Die zeitliche Auflösung des Dot-Displays betrug bei Bildschirm und Plotter 0.1 ms, beim Drucker wegen der kleineren Darstellung nur 1 ms.

Beim Ausdruck, sowie bei der Abspeicherung eines Mess-Ergebnisses, konnten zusätzliche Informationen wie Elektroden-Position, Anzahl der Mess-Durchläufe, Art des Reizes, Bandposition, die Höhe des größten Blockes (beim PST-H) und ein weiterer Kommentar mit ausgeschrieben werden (Abb. 13).

Vom Rechner aus gesteuert werden konnten der Elektroden-Vortrieb, der Schaltkasten für die Reizauswahl und das Bandgerät. Die Steuerung des Bandgerätes durch den Computer erlaubte es auch, bereits aufgenommene Messreihen selektiv auf dem Band anzufahren und wieder einzulesen.

2.3.4.2. Die Steuereinheit

Um Rechenzeit zu sparen, und um dadurch die Versuchsdauer erheblich zu reduzieren, wurde ein Steuergerät gebaut (Ebbinghaus), das eine vom Computer übermittelte Zahl in einen Schaltvorgang umwandelte. Die Auswahl umfaßte die Funktionen: Start, Stop, schneller Vor-, und Rücklauf des Bandgerätes, Start des Elektro-

den vortriebs, Einstellen des nächsten Reizes und Zurückstellen der Reizschaltstelle auf Null. Diese Auswahl reichte für den gesamten automatischen Betrieb, da andere Funktionen, die während des Versuches nicht mehr geändert werden brauchten, an den einzelnen Peripherie-Geräten voreingestellt wurden. Dies betraf die minimale Elektroden-Schrittweite, den Bandabschnitt für eine Messung, die Einstellung Aufnahme oder Wiedergabe und die Einstellung Vor- oder Rückwärtslauf. Dadurch, daß die Steuereinheit ein eigenes Zählwerk für den Bandvorlauf hatte, und darüber auch das Bandgerät wieder selbstständig stoppen konnte, konnte während der Zeit der Bandaufnahme nochmals eine Messung und der graphische Ausdruck erfolgen.

Die Auswahl der Reize geschah über eine separate Relay-Station mit acht Ausgängen. Während die elektrischen Reize über die Relays direkt an die Taube weitergegeben wurden, wurde für die Luftstoß-Reizung eine selbstentwickelte Ventilserie über diese Schaltung angesteuert.

2.4. Versuchsablauf

Zusätzlich zu den bereits beschriebenen technischen und präparativen Vorbereitungen sollen nun einige Einzelheiten zu unterschiedlichen Versuchsabläufen beschrieben werden.

2.4.1. Akuter Versuch (Stereotaktik, Narkose)

Unter diese Rubrik fielen Experimente, deren elektrophysiologischer und präparativer Teil nicht über den Ablauf eines Tages hinausgingen. Nach anfänglicher Operation unter Halothan-Narkose fanden die Ableitungen unter leichter Urethan-Narkose statt. Diese Technik wurde meistens dann angewendet, wenn an mehreren Orten im ZNS der Taube abgeleitet werden sollte, und zusätzliche Eingriffe, wie Läsionen, stattfinden sollten. In diesen Fällen wurde die Kopf-Stereotaktik mit dem Revzin-Adapter verwendet, die ohnehin nur ein Arbeiten unter Narkose zuläßt (Abb. 9). Bei diesen Versuchen wurden sowohl evozierte Feldpotential-, wie auch Single- und Multi-Unit Registrierungen vorgenommen, und auch im Anschluß daran Injektionen neuronaler Tracer durchgeführt.

2.4.2. Chronischer Versuch (freibewegliches Tier, wach)

Die zweite Gruppe umfaßt Versuche, während derer am wachen und mehr oder weniger frei beweglichen Tier gemessen wurde. Über einen, oder meistens mehrere, implantierte Stahldrähte mit Stekeranschluß konnten allerdings nur evozierte Feldpotentiale registriert werden (Abb. 14). Die Taube stand dabei in einem kleinen, engmaschigen und geerdeten Drahtkäfig (20x30x25 cm), der wegen der Anschlußkabel nicht allzuviel Bewegungsfreiheit zuließ. Getriggert gereizt wurde nur elektrisch und akustisch. Einige Stunden nach der Implantation und am folgenden Tag wurden Messungen vorgenommen, am 3.Tag wurde meistens eine Läsion im Rückenmark gesetzt, worauf Stunden danach und am 4.Tag das Messprogramm wiederholt wurde und am 5.Tag wurde das Tier perfundiert, um das Ergebniss der, in der Läsionstelle vorgenommenen, HRP-Applikation zu untersuchen. Die histologische Aufarbeitung zur Lokalisation der Ableitorte und der Ursprungszellen der aufsteigenden Bahnen im Rückenmark erfolgte üblicherweise in der darauf folgenden Woche.

2.4.3. Chronischer Versuch (Stereotaktik, waches Tier)

Zellableitungen am wachen Tier waren, im Gegensatz zur Registrierung von Feldpotentialen, nur mit beweglicher Elektrode und mit einer Stereotaktik möglich, welche schmerzfrei mit dem Tier verbunden werden konnte. Es wurde deshalb, wie bereits beschrieben, eine solche Apparatur entwickelt. Um die notwendigen Reizbedingungen schaffen zu können und um die Apparatur vor Beschädigungen zu schützen, mußte das Versuchstier ruhiggestellt werden. Dies wurde durch rein mechanische Maßnahmen ohne den Einsatz von Muskelrelaxantien erreicht. Die Taube wurde bäuchlinks auf einer dem Körper angepaßten Unterlage gelagert, Flügel und Beine wurden mit Stoffstreifen angebunden. Wurde keine Reizung durch Luftstöße benutzt, reichte es auch, die Taube mit einem Netz zu umgeben. Abbildung 15 veranschaulicht die Lage der Taube, den Verlauf der Stoffbänder und zeigt die Positionen der 5 Luftdüsen.



Abb. 14: Schematische Darstellung des Versuchstieres mit implantierten Stahldraht-Elektroden im Blockstecker vergossen. Eine kleine Stahlschraube im Schädeldach zwischen Vorder- und Kleinhirn dient als indifferente Elektrode. Elektrische Reizung von Haut und Hautnerv über paarige rostfreie Stahlnadeln (Insektennadeln) mit Steckanschluß.

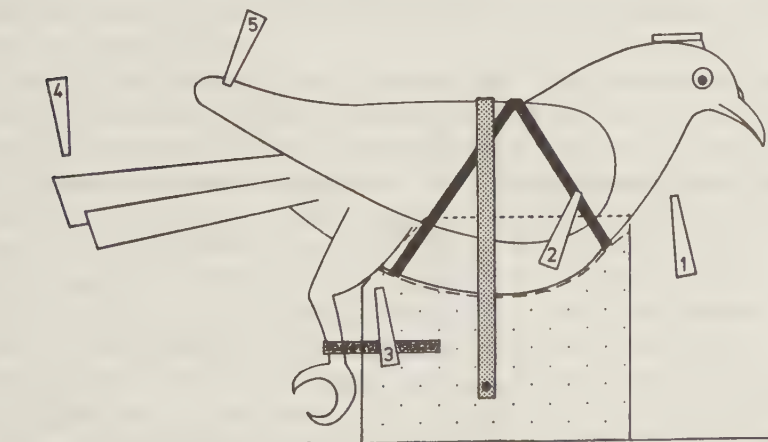


Abb. 15: Schematische Darstellung des Versuchstieres mit implantierter Kopfplatte, auf einem geformten Styropur-Block gelagert, und mit Stoffstreifen (geschwärzt oder punktiert) fixiert. Die Zahlen 1 - 5 bezeichnen die fünf auf die kontralaterale (rechte) Körperoberfläche gerichteten Luftdüsen.

Der Ablauf einer Messung (einer Elektroden-Penetration) war wie folgt: Nach Vorfahren der Elektrode auf die Startposition und nach Eingabe der Parameter, wie Elektroden-Startposition, -Endposition und -Schrittweite, sowie Reizfolge und Art der Analyse, wurde der erste Reiz gegeben. Zehn aufeinander folgende Registrierungen wurden in der voran beschriebenen Weise analysiert. Bei Vorliegen einer reizbezogenen Zellantwort wurde das Bandgerät gestartet und während hier ca. 50 Original-Registrierungen aufgezeichnet wurden, wurden davon die ersten 20 als PST-Histogramm oder Dot-Display ausgedruckt. Waren alle vorgegebenen somatischen Reize ausgeführt und führte einer dieser Reize zu einer "positiven" Messung, wurde ein weiterer Testreiz angeschlossen, bevor die Elektrode ein Stück weiter vorgetrieben wurde. Bei Reizung mittels eines Luftstoßes war der Testreiz ein weiterer, aber vom Tier weggerichteter, Luftstoß, wodurch die Wirksamkeit des nicht vermeidbaren Geräusches als Reiz getestet wurde. Zusätzlich wurde bei einigen Ableitungen aus dem vorderen Telencephalon regelmäßig ein optischer Reiz dem kontralateralen Auge appliziert und bei Ableitungen aus dem caudalen Gebiet und elektrischer Reizung ein akustischer Reiz (Klick-Laut) gegeben. Dieser Zyklus von Reizprogramm und schrittweisem (50 μ m) Elektrodenvorschub wiederholte sich bis zur vorgegebenen Endposition, um mit anderer Winkelseinstellung der Elektrode erneut abzulaufen.

Auch bei diesen Versuchen wurden im Anschluß an die elektrophysiologischen Untersuchungen kleine Tracer-Injektionen vorgenommen. Dazu wurde der Elektrodenhalter für die Ableitungen durch einen ähnlichen ersetzt, der außer der Elektrodenführung noch eine Druckkammer am hinteren Ende besaß.

2.5. Anatomie

2.5.1. Injektion der neuronalen Tracer

Die Applikation des neuronalen Tracers Meerrettich-Peroxidase (HRP = Horseradish Peroxidase, Sigma) ins Rückenmark erfolgte in kristalliner Form direkt in die Läsionsstelle. Ein mit DMSO (Di-

methylsulfoxide) getränkter Zellstoff-Tupfer diente zum Verschließen der Läsionsstelle und zur besseren Aufnahme des HRP's in die durchtrennten Fasern.

Ins Gehirn injiziert wurde das HRP oder Lektin-konjugiertes-HRP (WGA-HRP = Wheat Germ Agglutinin-HRP) durch eine Glaskapillare entweder iontophoretisch oder durch Druck. Die Iontophorese erfolgte mittels eines positiven Stroms von 4 - 8 μ A in gepulster Form über 10 - 20 Minuten. Danach wurde die Kapillare noch ca. 10 Minuten an ihrer Stelle belassen. Eine Applikation dieser Substanz durch Druck wurde auf verschiedene Weise versucht. Um möglichst kleine Mengen (0.05 - 0.1 μ l) zu injizieren, wurde die Glaskapillare über einen Polyurethan-Schlauch mit einer 10 μ l Hamiltonspritze verbunden. Da die Kapillarenspitze häufig verstopfte, war eine genaue Dosierung schlecht möglich. Im nächsten Schritt wurde die Kapillare in ihrer Spitze nur mit der betreffenden Menge Tracerlösung gefüllt, der übrige Teil mit entsalztem Wasser. Zuviel nachströmendes Wasser brachte trotzdem keine guten Ergebnisse. Erfolg brachte erst ein druckfester Elektrodenhalter mit einer kleinvolumigen Kammer am hinteren Ende der Kapillare, in die über eine Stellschraube ein kleiner Gummikolben gedrückt wurde. Mit dieser Vorrichtung, mit der es möglich war Volumina von ca. 0.1 μ l zu injizieren, wurden auch die beiden Fluoreszenz-Farbstoffe FB (Fast Blue) und RITC (Rhodamin-isothiocyanat) injiziert. Das rechte untere Schema in Abbildung 10 (III) zeigt einen solchen Elektrodenhalter.

2.5.2. Perfusion

In allen Fällen wurde die Perfusion mit 300 ml angewärmter (40°C) Ringerlösung begonnen. Sie enthielt außer den standardmäßigen Salzen noch 0.3 ml Heparin (1 ml = 5000 I.E.) und ca. 5 mg Natrium-Nitroprussid. Für die Meerrettich-Peroxidase behandelten Tiere folgte danach eine kalte (4°C) Fixierlösung aus einer 2.5 %-igen Glutaraldehyd- und 0.5 %-igen Formaldehyd-Lösung in 0.1 molarem Natrium-Phosphat-Puffer (pH 7.3), während die Tiere mit den Fluoreszenz-Farbstoffen mit einer 10 %-igen Formaldehyd-Lösung durchspült wurden. Für die letzteren schloß sich noch eine Perfusion mit 10 %-iger Saccharose-Lösung und eine eintägige Aufbewahrung in Formaldehyd + Saccharose-Lösung an, bevor, sie wie

die HRP-Präparate, für 2 Tage in reine 15 %-ige Saccharose-Lösung überführt wurden. Im Anschluß an die Perfusion wurden jeweils die Teile des ZNS aus dem Tier entnommen, in denen Läsionen oder Injektionen vorgenommen worden waren oder solche, in denen Zellmarkierungen zu erwarten waren.

2.5.3. Histologische Aufarbeitung

Die herauspräparierten Gehirn- und Rückenmarksteile wurden in gefrorenem Zustand auf einem Mikrotom meistens frontal bzw. transversal und in wenigen Fällen sagittal in 40 µm dicke Scheiben geschnitten.

Während die Schnitte mit den Fluoreszenz-Farbstoffen sofort nach dem Schneiden auf Objektträger aufgezogen werden konnten, mußten die mit dem HRP zur Darstellung des Enzyms erst die von Mesulam ('78) beschriebene Prozedur durchlaufen. Da die Injektionen in der Regel klein waren, und um außerdem sicher feststellen zu können, welche Bereiche des ZNS-Gewebes tatsächlich behandelt wurden, wurden außer den Schnitten, die retrograd markierte Zellen enthielten, auch die mit TMB (Tetra-methyl-benzidin) reagiert, in denen die Injektionsstelle lag. Die so behandelten Schnitte wurden auch noch mit Neutralrot gegengefärbt, wohingegen die mit den Fluoreszenz-Farbstoffen nach dem Entwässern sofort mit Depex eingedeckelt wurden (Methodik nach Burck, '80).

Die mikroskopische Betrachtung und photographische Ablichtung wurde bei den HRP-Produkten im normalen Durchlicht vollzogen (Photo-Makroskop M400, Wild, Heerbrugg), die Sichtung und Ablichtung der Fluoreszenz-Markierungen geschah unter bestimmter Filterung im Auflicht (Mikroskop: Zeiss, Kamera: M35). Zum Nachweis der Fluoreszenz-Farbstoffe wurden folgende Filter-Kombinationen eingesetzt: Für das Fast-Blue wurde zur Anregung ultraviolettes Licht im Bereich 390 - 420 nm durchgelassen und von einem Farbteiler mit Grenzwert 425 nm auf das Objekt gespiegelt. Das emittierte Licht passierte den Farbteiler und einen nachgeschalteten Low-Pass Filter mit Grenzwert 450 nm. Für das RITC wurden verwendet: Band-Pass 546 nm zur Anregung, Farbteiler 580 nm und Low-Pass 590 nm.

3. ERGEBNISSE

3.1. Elektrophysiologischer Teil

Elektrophysiologische Untersuchungen wurden an insgesamt 69 Tauben vorgenommen. Wie schon im methodischen Teil beschrieben, wurden 3 verschiedene Ableitetechniken angewandt, und teils am narkotisierten und teils am wachen Tier abgeleitet.

Begonnen wurde mit der Registrierung evozierter Feldpotentiale am wachen Tier über ein bis vier fest implantierte, niederohmige Stahldraht-Elektroden. Diese Gruppe bestand aus 12 Versuchstieren. Mit dieser Methode konnte bei stabilen Ableitbedingungen ein Vergleich der Feldpotentiale unter verschiedenen Reizbedingungen vorgenommen werden. Hier konnten vor allem Effekte untersucht werden, die durch Läsionen im Rückenmark, durch die Narkose oder durch die Kombination eines elektrischen Reizes mit einem akustischen oder optischen Reiz hervorgerufen wurden.

Unter Narkose und mit dem Einsatz des Revzin-Adapters für die Kopf Stereotaktik wurde an weiteren 15 Tauben gearbeitet. Diese Experimente gliederten sich in zwei Gruppen. Erste Single- und Multi-Unit Registrierungen, sowie die Ableitungen von Feldpotentialen zur Erstellung eines räumlichen Rasters, wurden mittels Glaskapillar-Elektroden an 7 Tauben vorgenommen. Bei weiteren 8 Tieren wurde im gleichen Experiment sowohl aus dem rostralen somatosensorischen Gebiet (Wulst), als auch aus dem caudalen Gebiet (HV/NC/NI-Bereich) und aus den Hinterstrang-Kernen mit stationären Elektroden vor und nach einer Rückenmarks-Läsion abgeleitet.

Zuletzt wurden im chronischen Versuch mit implantierter Kammer und mittels der neuen Stereotaktik Zellregistrierungen, und teils auch Feldpotential-Ableitungen, an 30 wachen Versuchstieren durchgeführt. Von den 17 Experimenten, die dem caudalen somatosensorischen Gebiet gewidmet waren, lieferten 15 brauchbare und quantitativ auswertbare Ergebnisse. In 13 Fällen wurde an allen vier Extremitäten ein Hautnerv elektrisch gereizt und zweimal wurden mit dem Luftstoß fünf Bereiche der kontralateralen Befie-

derung angeblasen.

Aus dem vorderen Gebiet (Wulst) wurde in 13 Fällen abgeleitet und nur viermal die elektrische Reizung verwendet. Die in chronologischer Reihenfolge liegenden ersten drei Experimente (mit elektr. Reiz.) lieferten keine, oder nur sehr wenige Zellregistrierungen, da die Kammer über dem vorne steil abfallenden Vorderhirn zu weit caudal plaziert war und nur der caudalste Teil des somatosensorischen Gebietes erfaßt werden konnte. In einem weiteren Fall wurde gezielt, und mit der Luftstoß-Reizung, der caudale Wulst untersucht und ebenfalls kein somatosensorisch responsives Neuron gefunden.

Mit der Ableitung an wachen Tieren konnte in einigen Fällen auch der Effekt von Läsionen im oberen cervicalen Rückenmark auf zellulärer Ebene untersucht werden, sowie auch eine zelluläre Antwort auf die Gabe von Kombinationsreizen (somatisch + akustisch, + optisch, ect.).

In der nachfolgenden Schilderung der Ergebnisse werden häufig Latenzzeiten genannt. Diese drücken die zeitliche Differenz zwischen dem Eintreffen des Reizes und der frühesten Zell- oder Feldpotential-Antwort aus und sind nicht identisch mit der Zahlenangabe auf der Zeitachse. Zu berücksichtigen ist, daß der elektrische Reiz in der Regel zum Zeitpunkt 5 ms auf der Zeitachse eintraf und der Luftstoß bei ca. 17 ms.

3.1.1. Größe und Lage der somatosensorischen Gebiete

Die Lage und Ausdehnung der beiden somatosensorischen Gebiete ist in Abbildung 16 schematisch in einem sagittalen und in fünf frontalen Schnittebenen durchs Vorderhirn dargestellt. Die Umrisse dieser Bereiche wurden anhand der Lokalitäten einer großen Zahl somatosensorisch responsiver Neurone festgelegt.

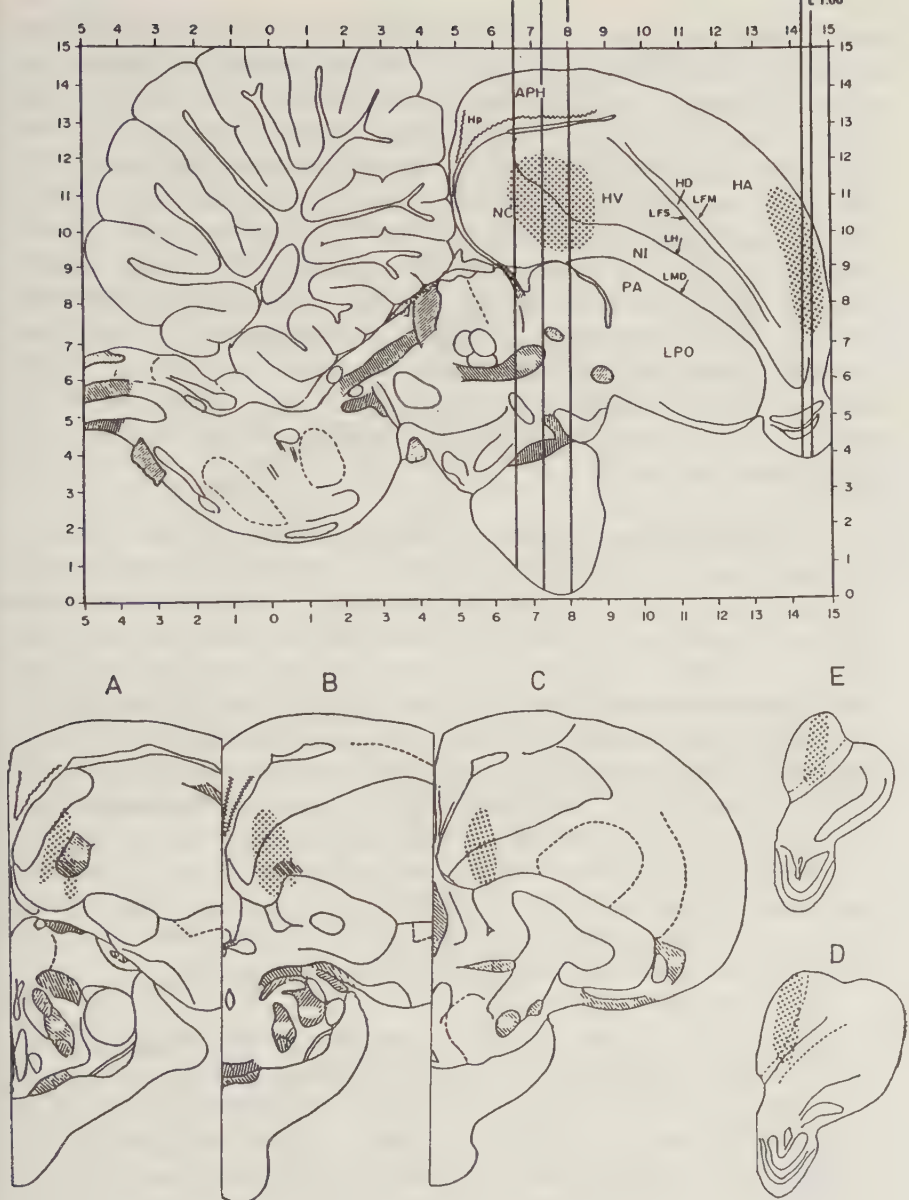


Abb. 16: Schematische Darstellung der Lage und Ausdehnung der beiden somatosensorischen Vorderhirn-Areale (Punktraster) in einer Sagittalanisicht 1.0 mm lateral der Mittellinie und in fünf Frontalanisichten in den anterioren Ebenen (A) 6.5, (B) 7.25, (C) 8.0, (D) 14.25 und (E) 14.5.

Der caudale Bereich, in dem somatosensorisch responsive Neurone gefunden wurden, liegt bezüglich des Taubengehirn-Atlanten von Karten und Hodos ('67) zwischen den Koordinaten: anterior (A) von 6.4 bis 8.6 mm, lateral (L) von ca. 1.0 bis 2.3 mm und in einer Tiefe von 2.3 bis 4.8 mm, welche den vertikalen Koordinaten 9.7 bis 12.2 mm entspricht. Es erstreckt sich dorsal und ventral entlang der Lamina hyperstriatica (LH), und erfaßt jeweils die medialen Anteile des caudalen NI, des caudalen HV und des rostro-dorsalen bis rostroventralen NC. In seiner räumlichen Ausdehnung ähnelt es einer aufrecht stehenden, rostrocaudal orientierten Scheibe, deren oberer Rand leicht nach medial gekippt ist. Dorsal, im Bereich des HV, könnte es eine größere Ausdehnung besitzen, da hier die somatosensorischen Zellen weitaus lockerer verteilt lagen als ventral.

Das im vorderen Wulst liegende, zweite somatosensorische Gebiet erstreckt sich von A13.2 bis A14.8 mm lateral der Mittellinie zwischen L0.8 und L1.5 mm und in dorsoventraler Richtung zwischen 6.8 und 11.2 mm. Da die dorsale Grenze des Vorderhirns hier steil abfällt, geben die vertikalen Werte keinen Aufschluß über die Tiefe senkrecht zur Oberfläche. Der in Abbildung 16 gekennzeichnete Bereich macht deutlich, daß das responsive Gebiet einen ca. 1.3 mm dicken, und ca. 4 mm langen, rostrocaudal und parallel unter der Oberfläche liegenden Streifen ausmacht. Gewebestrukturbezogen nimmt dieser Bereich den dorsolateralen Teil des HA bis hinein ins HIS ein, ein Areal, das von Karten et al. ('73) als separates Gebiet des HA mit IHA (N. intercalatus hyperstriati accessorii) bezeichnet wurde. Einige Ableitorte mögen auch noch weiter medial im HA und ventral im HD gelegen haben.

Die histologisch anhand der Spuren der Stahldraht-Elektroden oder der Tracer-Injektionen bestimmten Ableitorte wichen im caudalen Vorderhirn fast immer um 1.0 bis 1.5 mm in rostraler Richtung von den bezüglich des Taubengehirn-Atlanten (Karten und Hodos, '67) eingestellten Positionen der linearen Stereotaktik ab. Da dies nur beim hinteren Gebiet der Fall war, kann, wahrscheinlich bedingt durch eine andere Schädelanatomie, eine andere Lage des Gehirns von *Columba livia*, forma domestica gegenüber dem, der von Karten verwendeten Rasse "White carnot", angenommen werden (Verdrehung um eine transversale Achse, Abbildung 17).

Die Potentiale im caudalen Areal zeigten, vor allem bei Benutzung von Stahldraht-Elektroden, je nach Lokalisation und Experiment bis zu 5, meist aber nur 3, verschiedene Komponenten von wechselnder Polarität. Diese hatten an einem typischen Beispiel bei elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels (Abb. 18, linke Seite; P1 - N2) im Mittel folgende Latenzen (erster Wert gibt in dieser Schreibweise, auch später im Text, immer den Beginn einer Potentialspitze an, der zweite nach dem Schrägstrich den Gipfel): 7/9, 8/11 bis 10/13, 13/16-17, 18/22 und von ca. 18/24 bis 26/38. Während die frühen Anteile (P1 - P2) recht zeitstabil waren und sich lediglich beim Wechsel von einer in die andere Polarität je nach Amplitude etwas verschoben, war der letzte Teil eine langgezogene, negative Nachschwingung, die in ihrem zeitlichen Verlauf stark variierte. Selten konnte die immer sehr kleine P3-Spitze von den benachbarten Komponenten unterschieden werden.

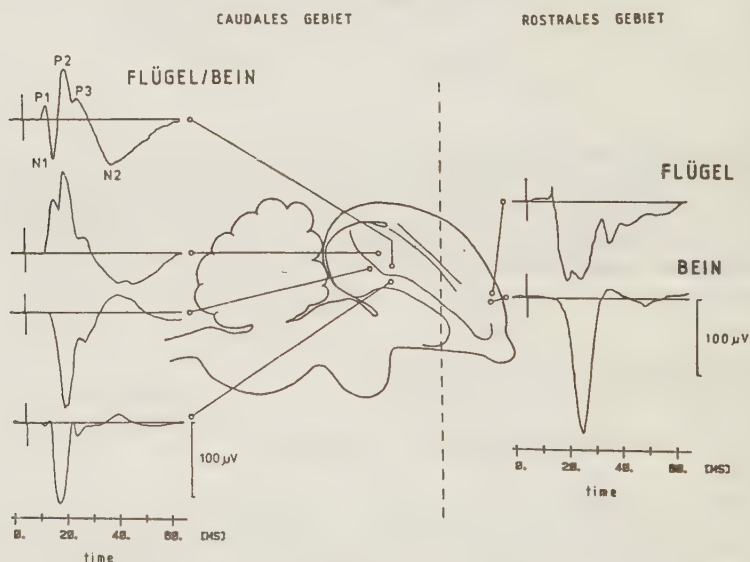


Abb. 18: Vier Beispiele für elektrisch am kontralateralen Flügel evozierte Feldpotentiale an vier verschiedenen Stellen des caudalen Gebietes aus vier verschiedenen Experimenten mit implantierten Stahldraht-Elektroden (linke Seite). P1 bis N2 bezeichnen einzelne positive und negative Potential-Komponenten. Auf der rechten Seite je ein Beispiel für ein am kontralateralen Flügel (oben) und am kontralateralen Bein (unten) elektrisch evoziertes Feldpotential aus dem rostralen Wulst, ebenfalls über implantierte Stahldraht-Elektroden abgeleitet. Aufgrund der einfacheren Form der Potentiale wurde keine Benennung einzelner Komponenten vorgenommen. Die Pfeile kennzeichnen auch in späteren Diagrammen den Zeitpunkt der Reizung (bei elektrischer Reizung in der Regel bei 5 ms, und bei Luftstoß-Reizung bei 17 ms auf der Zeitachse).

In Abbildung 18 sind links vier Potentialkurven dargestellt, die in vier verschiedenen Experimenten und von vier verschiedenen, aber dicht an der Lamina hyperstriatica liegenden Orten abgeleitet wurden. Die Potentiale waren, wie bereits erwähnt, je nach Ableitort sehr verschieden, jedoch zeigen diese vier Beispiele die für diese Gehirnbereiche typische Form.

Im NI und teilweise auch im ventralen NC waren die frühesten Antworten ausgeprägter, die erste und zweite Komponente ($P_1 + N_1$) verschmolz hier in einem negativen Pik, gefolgt von einer kleinen, meist positiven dritten Komponente. Eine negative Nachschwingung fehlte hier. Weiter dorsal, im Übergang zum HV, wurde die frühe negative Spitze (N_1) kleiner und trennte eine frühe, positive Zacke (P_1) als ersten Pik ab. Die dritte positive Komponente (P_2) gewann hier an Größe, wurde manchmal von einer zusätzlichen kleinen positiven Zacke (P_3) gefolgt, und klang in einer negativen Nachschwingung (N_2) aus. In noch weiter dorsal und caudal gelegenen HV-Bezirken schlug dann die frühe negative Spitze ins positive um und bildete zusammen mit der ersten positiven Zacke einen gemeinsamen Gipfel vor der dritten, hier sehr großen, positiven Komponente (P_2). Wiederum weiter caudal, diesmal aber ventral der Lamina hyperstriatica, war das Potential dann überwiegend negativ, sowohl im frühen Bereich, als auch im Bereich der späteren dritten Komponente (P_2). Die Nachschwingung war hier schwächer und von positiver Polarität. Das Potential, welches durch elektrische Reizung des kontralateralen Beines evoziert wurde, war in der Regel formgleich dem des Flügels, seine Komponenten hatten aber im Mittel eine mit 3-4 ms größere Latenz. Die Reizung der ipsilateralen Extremitäten führte immer zu kleineren Potentialen mit überwiegend gleicher Polarität und einer etwas größeren Latenzzeit.

Die durch den Luftstoß evozierten Potentiale hatten sowohl beim Flügel als auch beim Bein annähernd die gleiche Form wie die, die durch elektrische Reizung evoziert wurden, jedoch war die Latenzzeit bei Luftreizung im Mittel um 3 ms (Bein) bis 6 ms (Flügelvorderkante) größer (Abb. 19).

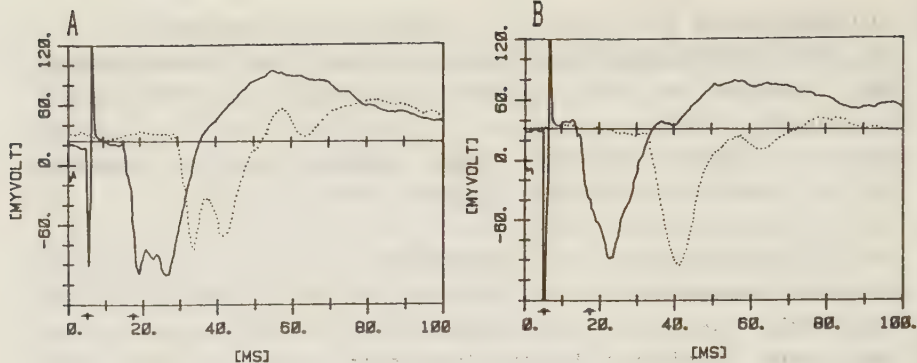


Abb. 19: Vergleich von elektrisch (durchgezogen) und durch Luftstoß (punktiert) evozierten Feldpotentialen aus dem caudalen Gebiet. (A) Kontralateraler Flügel, (B) kontralaterales Bein.

Die Feldpotentiale im Wulst hatten eine nicht so komplizierte Form. Sie hatten maximal drei Spitzen, meist jedoch nur zwei, von denen eine meistens deutlich größer als die andere war. Sie waren stets negativ und außerdem fehlte eine langgezogene Nachschwingung (Abb. 18, rechte Seite).

Bei elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels ergaben sich für die Potentialkomponenten im Mittel folgende Latenzzeiten: 12/16, 17/23 und von ca. 24/28 bis 27/32. Mit Luftstoß-Reizung waren die Latenzzeiten etwas größer (Flügel vorne): 15/18, 20/24, und 25/33 bis 28/38. Die Potential-Antwort bei elektrischer Reizung des kontralateralen Beines zeigte häufig sogar nur eine Potentialspitze, die im Mittel nach 17 ms begann und ihren Höchstwert bei 25 ms erreichte, aber je nach Ableitort oder Versuchstier um bis zu 3 ms schwankte. Um 5-6 ms später kam dieser Teil, wenn mit dem Luftstoß gereizt wurde, und einige Male auch noch eine spätere, kleinere Spitze um 38 ms Latenz.

Wurden die Schwanzfedern angeblasen, so war das Potential dem des Beines in Latenz und Verlauf sehr ähnlich, bei dem der Schwungfedern war das Intervall zwischen der ersten und zweiten Potentialkomponente, wenn diese vorhanden war, etwas größer. Die Reizung der rechten Halsseite ergab mit 13 ms Latenz die früheste Antwort (1-2 ms vor der Flügelantwort), diese war meist formgleich dem Potential der Flügelvorderkante, jedoch von wesentlich

größerer Amplitude.

Die maximale Amplitude der Feldpotentiale war immer an Stellen mit Multi-Unit Aktivität zu beobachten und der zeitliche Verlauf deckte sich mit den Zellentladungen (Abb. 20).

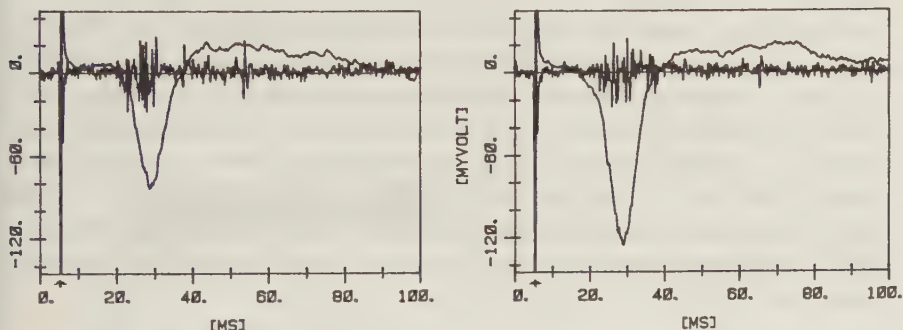


Abb. 20: Zwei Beispiele für jeweils am gleichen Ableitort (Wulst) registrierte evozierte Feldpotentiale und Multi-Unit Aktivität im Bereich maximaler Potentialamplitude bei elektrischer Reizung des kontralateralen Beines.

Aufgrund der geringen dorsoventralen Ausdehnung des responsiven Gebietes konnte eine genaue Zuordnung der einzelnen Potential-Komponenten zu den verschiedenen Zellschichten im Wulst nicht vorgenommen werden. Außerdem konnten bei verschiedenen Ableitungen mit gleichartiger Elektrode keine ausgeprägten Unterschiede im Potentialverlauf festgestellt werden.

3.1.3. Zellantworten

Latenzen, örtliche Zuordnung

Von den 18 Experimenten, bei denen Single- und Multi-Unit Ableitungen aus dem caudalen Telencephalon der wachen Taube vorgenommen wurden, wurden 15 einer quantitativen Auswertung unterzogen. In Tabelle 1 sind die Zellantworten zahlenmäßig unter verschiedenen Gesichtspunkten zusammengefaßt. Insgesamt wurden im caudalen Gebiet 226 Elektroden-Penetrationen vorgenommen und dabei 413 auf einen somatischen Reiz antwortende Single- oder Multi-Units gefunden. Unter die genannte Zahl der Penetrationen fallen auch

die, die außerhalb des responsiven Bereiches lagen. Die Schrittweite beim Elektroden-Vorschub war zwar in der Regel 50 μm , jedoch wurde bei der Auswahl der responsiven Neurone ein Mindestabstand von 100 μm gewählt, da eine Zelle meistens an zwei aufeinanderfolgenden Ableitorten registriert werden konnte.

Im caudalen Telencephalon zeigten sich in Bezug auf die Grundaktivität und die reizbezogene Zellantwort regionale Unterschiede. Die Masse der Neurone im HV zeigte keine oder nur eine sehr geringe Spontanaktivität (0-25 Hz), im NC und NI lag sie meistens um 60 Hz, konnte stellenweise aber noch viel höher werden, was häufig im Bereich des Feldes L der Fall war (bis 200 Hz). Hier konnte mitunter auch eine somatosensorische Reizantwort von allein hemmender Natur mit der üblichen Latenz beobachtet werden (Abb. 21E).

Regionale Unterschiede gab es auch im Hinblick auf die Art der evozierten Zellantwort. Abbildung 21 gibt Beispiele für unterschiedliche Zellentladungen. Neurone im HV äußerten eine recht "schwache" Reizantwort. Auf einen Reiz folgte häufig nur ein einzelner Spike oder wenige im Abstand von 2-4 ms. Nicht jeder Reiz wurde mit einem Spike beantwortet, und die wenigen Spikes in Folge zeigten große Latenzzeit-Schwankungen (4-5 ms) (Abb. 21B+D).

Die "stärkste" Reizbeantwortung war in der Regel im NI und NC zu finden. Sie bestand häufig aus einer Folge von dicht hintereinander liegenden Spikes, die zwischen 5 und 20 ms andauerte, oder aus mehreren Spikephasen in etwa dem gleichen Zeitraum. Die Schwankung der Latenzzeit war hier, zumindest bei den frühen Spikes, sehr gering (ca. 1 ms), und auf jeden Reiz folgte eine Reaktion (Abb. 21A+C). Antwortete ein Neuron sowohl auf die Reizung des Flügels, wie auch auf die des Beines, so war die Spikeentladung sehr ähnlich. Gefolgt wurde eine Spikefolge meist von

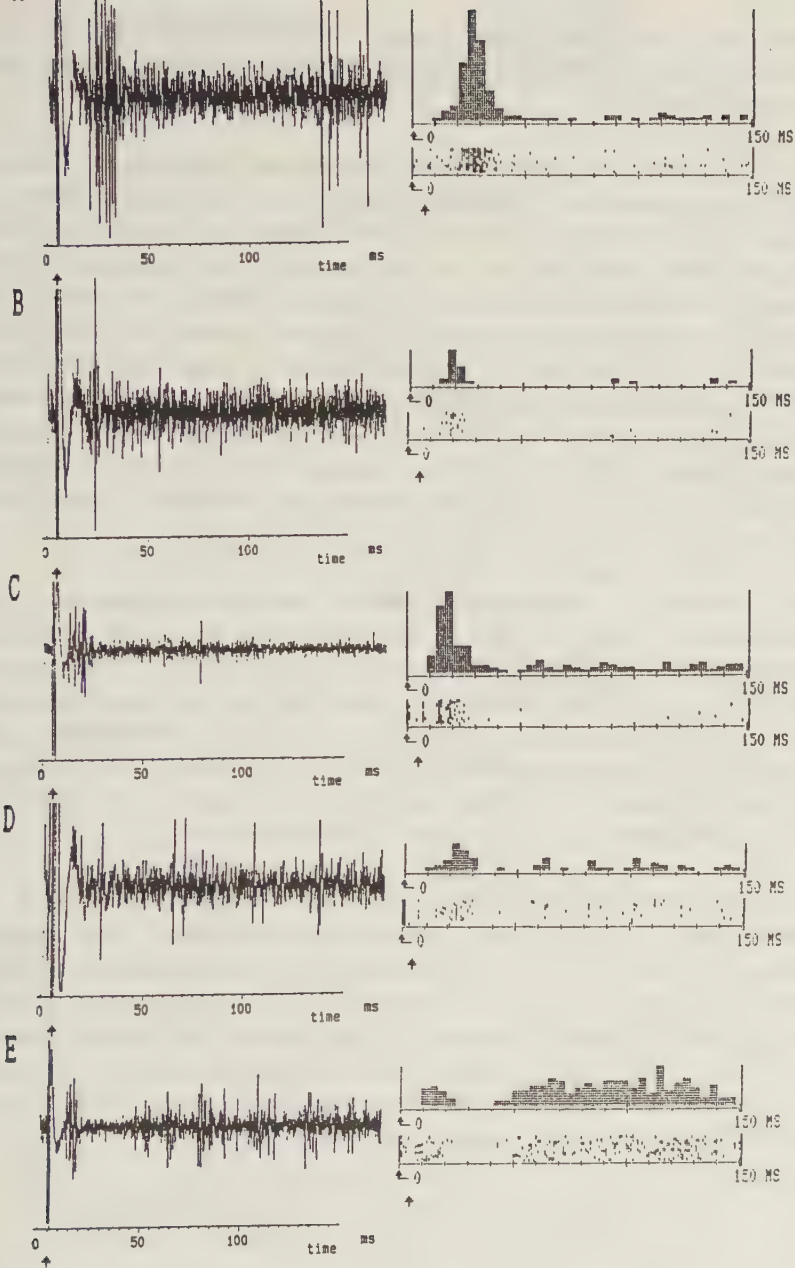


Abb. 21: Original Spikeregistrierungen, Dot-Displays und PST-Histogramme fünf verschiedener Zellantwort-Typen des caudalen somatosensorischen Gebietes. Bei jeweils elektrischer Reizung kontralateraler Extremitäten: (A) NI/NC, Bein; (B) HV, Flügel; (C) NI, Flügel; (D) HV, Flügel und (E) NC, Flügel.

einer inhibitorischen Phase von ca. 10-30 ms Dauer, welche jedoch aufgrund der überwiegend geringen Spontanaktivität selten deutlich zu sehen war.

Die frühesten Zellantworten mit 6-8 ms bei elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels fanden sich im hinteren Gebiet und waren hier auf das NI und das rostroventrale NC beschränkt. Solche vom Bein waren mit 9-11 ms maximal um 3 ms langsamer. Während diese frühlatenten Zellantworten ausschließlich auf diesen ventralen Bereich beschränkt waren, gab es spätere bis über 25 ms Latenz im gesamten Bereich, aber doch überwiegend weiter dorsal im HV und NC. Die Abbildungen 22A-H zeigen in 4 verschiedenen Lateralebene sowohl für die elektrische Reizung des kontralateralen Flügels, wie für die des Beines, die Lokalisationen responsiver Neurone geordnet nach der Latenz der frühesten Spike-Entladungen.

Das spontane Entladungsverhalten der Neurone im Wulst war recht einheitlich, lag im Mittel bei 40 - 50 Hz und trat häufig in Gruppen auf (burstförmig). Die evozierte Antwort unterlag ebenfalls einer nicht so starken Variabilität wie im caudalen Gebiet. In der Regel äußerte sie sich als eine mehr oder weniger lange (5-20 ms), zusammenhängende Spikefolge ohne deutliche Auftrennung in mehrere Phasen. Die Abbildung 23 zeigt hierfür vier Beispiele mit Luftstoß-Reizung verschiedener Körperpartien.

Die im Wulst registrierten evozierten Zellantworten hatten bei elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels die kürzeste Latenzzeit von 9 ms und bei Reizung des kontralateralen Beines eine von 14 ms. Auch bei Luftreizung, mit entsprechend 12 und 18 ms, war die Laufzeitdifferenz zwischen Bein- und Flügel-Antworten mit ca. 6 ms um 3-4 ms größer als im caudalen Gebiet. Eine topographische Ordnung der Zellantworten nach ihrer Latenz war im Gegensatz zum caudalen Gebiet nicht zu erkennen.

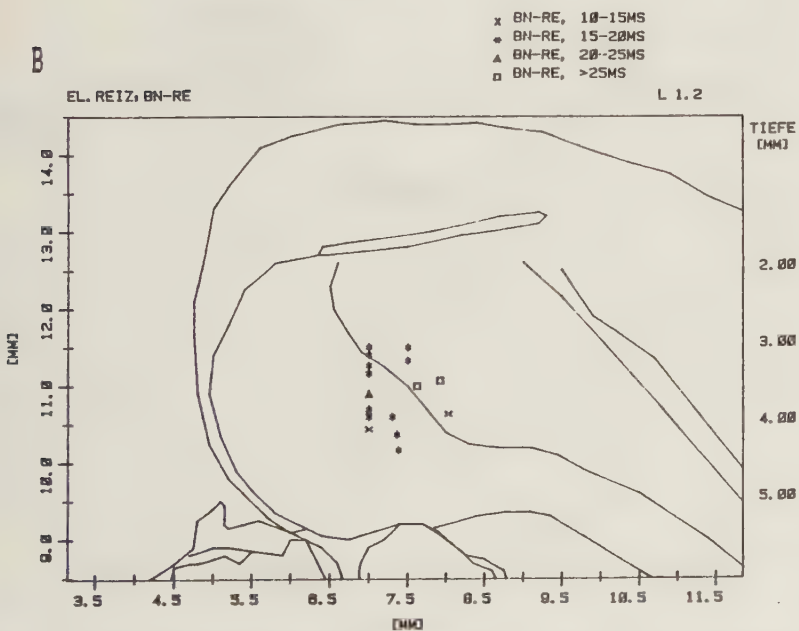
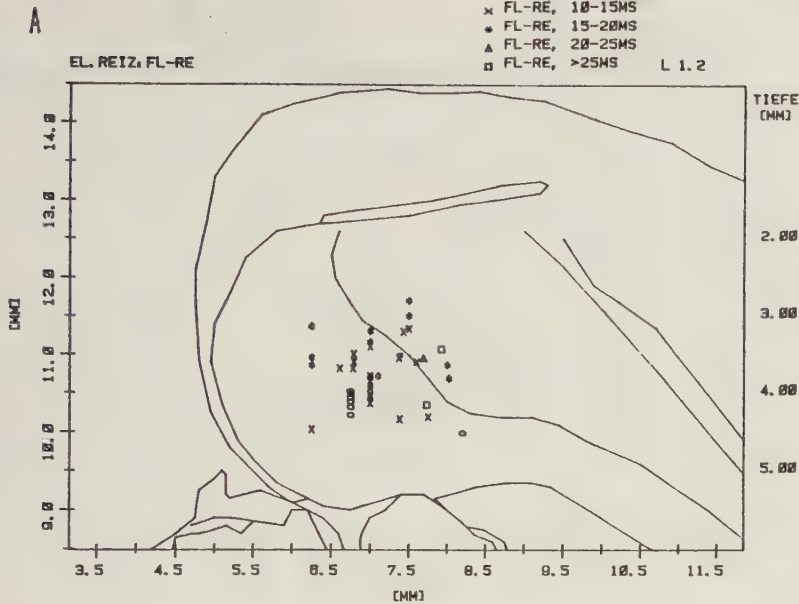
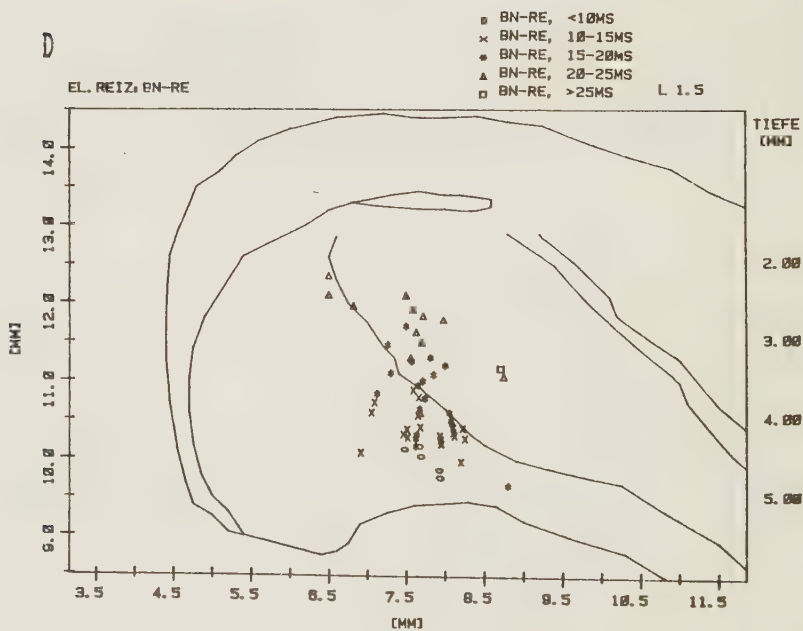
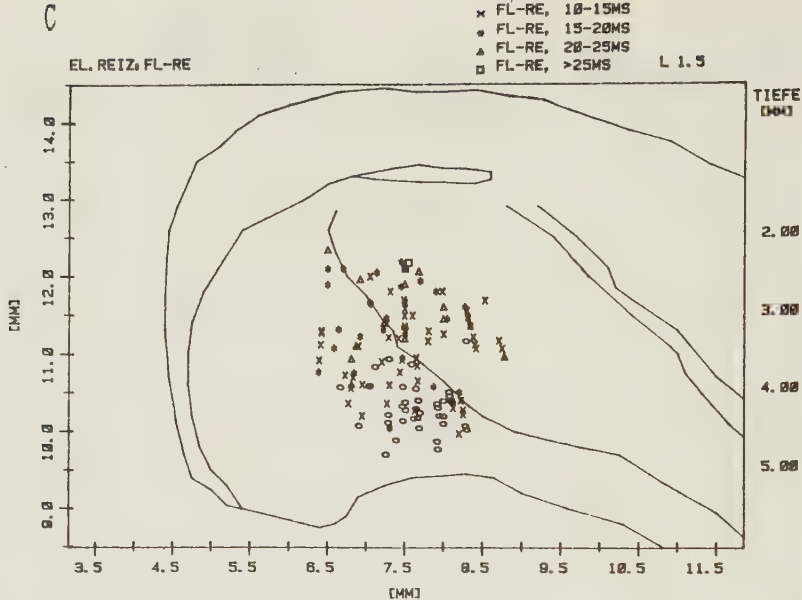
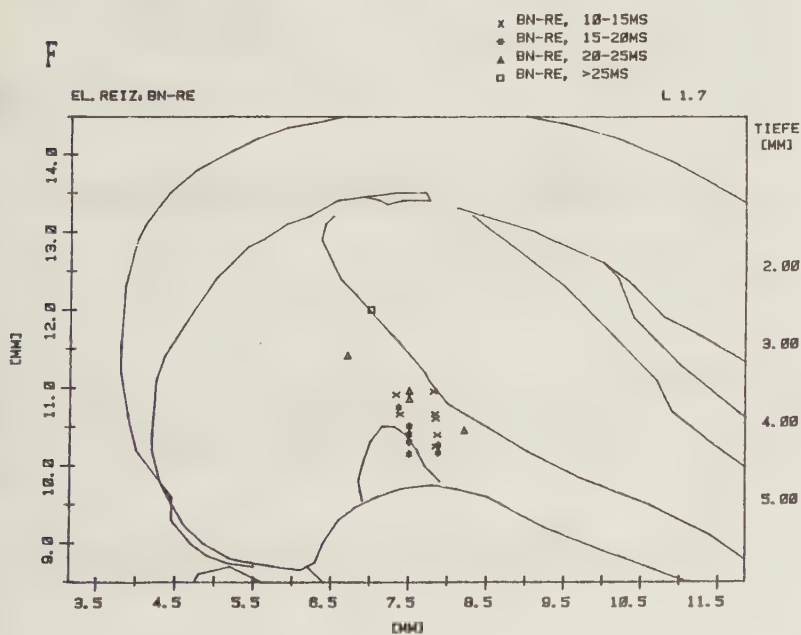
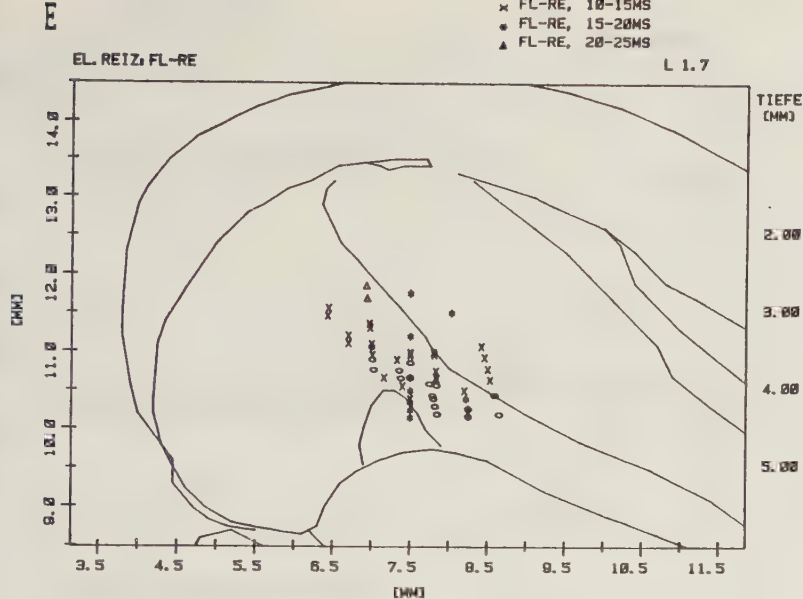
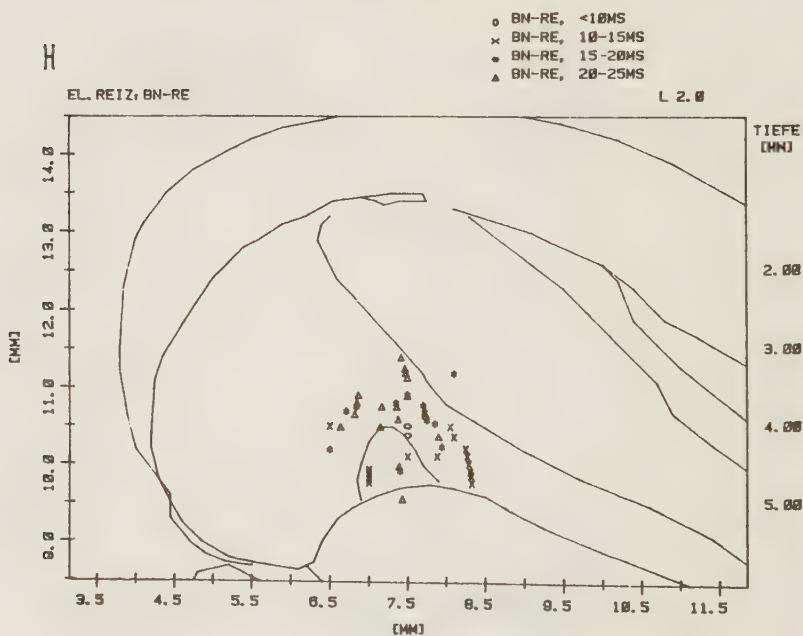
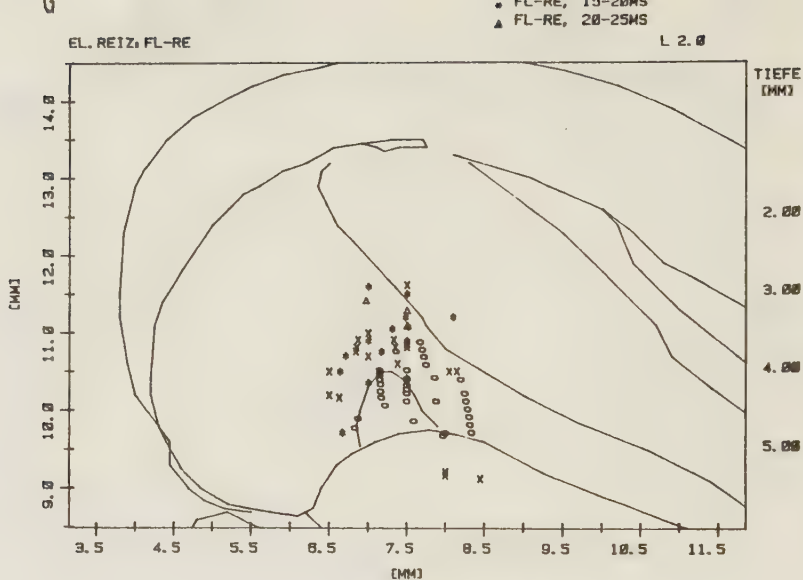


Abb. 22: Schematische Darstellungen der linken caudalen Hemisphäre des Telencephalons in den Sagittalebene 1.2, 1.5, 1.7 und 2.0 mm lateral der Mittellinie mit den Lokalitäten responsiver Neurone bei elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels (FL-RE: A, C, E und G) und des kontralateralen Beines (BN-RE: B, D, F und H) jeweils nach ihrer Latenzzeit geordnet.







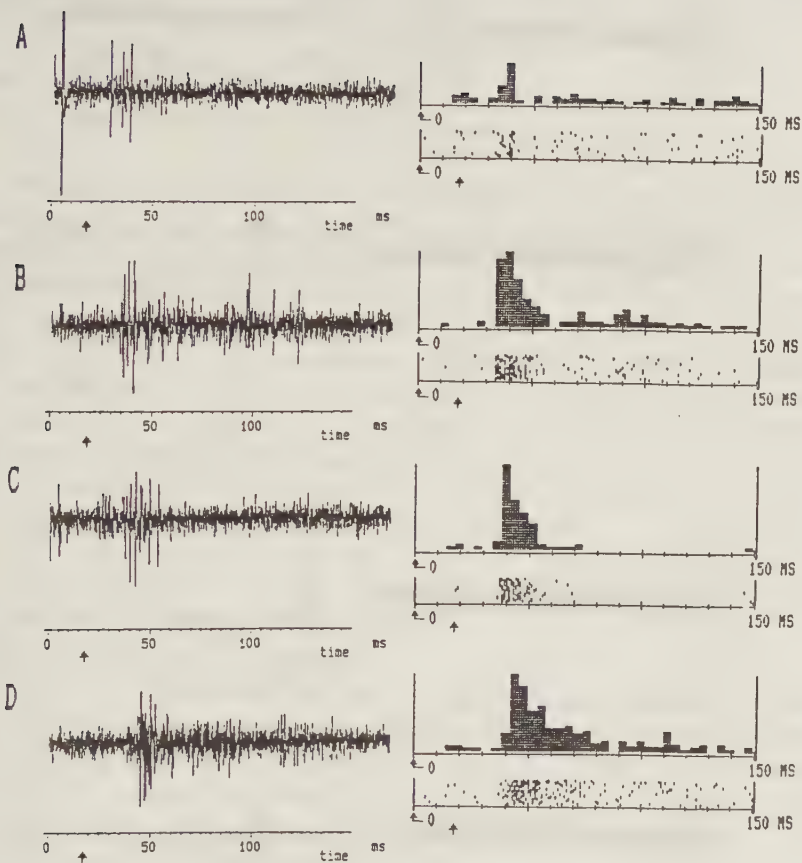


Abb. 23: Vier Beispiele für Zellantworten im rostralen somatosensorischen Gebiet in original Spikeregistrierungen, Dot-Displays und PST-Histogrammen. Luftstoß-Reizung der kontralateralen Befiederung an (A+B) Hals, (C) Flügelvorderkante und (D) Bein/Bauchregion.

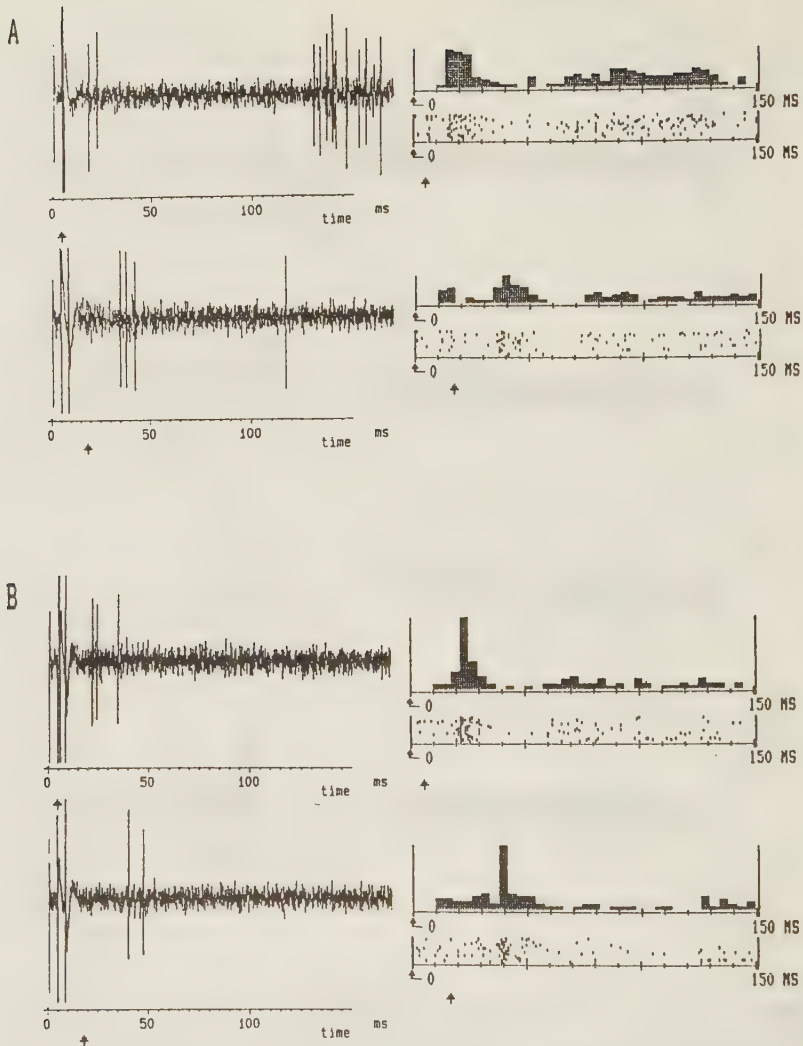


Abb. 24: Zwei Beispiele für Zellantworten im rostralen Wulst bei elektrischer Reizung (jeweils obere Reihe) und bei Luftstoß-Reizung (jeweils untere Reihe) jeweils am gleichen Neuron für (A) den kontralateralen Flügel und (B) das kontralaterale Bein.

Wie zwei Beispiele in Abbildung 24 demonstrieren, ließen sich gleichförmige Zellspikes sowohl durch elektrische, wie durch Luftstoß-Reizung erzeugen.

3.1.4. Rezeptive Felder und Somatotopie

Die Bestimmung rezeptiver Felder und deren topographische Repräsentation vollzog sich in zwei Schritten. Zunächst wurde für die systematische Suche nach somatosensorisch responsiven Neuronen die elektrische Reizung und die Luftstoß-Reizung in getriggelter Form angewandt. Um erste Hinweise bezüglich der Größe der rezeptiven Felder und deren Topographie zu bekommen, wurde die elektrische Reizung eines Hautnerven an allen vier Extremitäten durchgeführt und der Luftstoß auf 5 verschiedene Bereiche der kontralateralen Körperbefiederung gerichtet. Zusätzlich wurde dann im zweiten Schritt versucht, mit manueller Reizung am wachen Tier die rezeptiven Felder genauer zu bestimmen.

Caudales somatosensorisches Gebiet

Die meisten untersuchten Neurone im caudalen Vorderhirn hatten relativ große rezeptive Felder. Diese schlossen zumindest große Teile der dorsalen Befiederung eines Flügels, einer ganzen Körperseite oder sogar des ganzen Körpers ein. Die Bauchseite und die Unterseite der Flügel konnte durch die Lagerung des Versuchstieres nicht untersucht werden.

Wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist, zeigte sich ein erster Hinweis auf das Überwiegen großer rezeptiver Felder bereits bei der elektrischen Reizung. Von den 413 somatosensorisch responsiven Single- oder Multi-Units antworteten 43% (n=179) auf die Reizung von mehr als einer Extremität.

Bei der Repräsentation der vier Extremitäten dominierte im hinteren Telencephalon eindeutig der kontralaterale Flügel. Von den insgesamt 367 durch elektrische Reizung evozierten Neuronen (Tabelle 1, Fl ko) antworteten 75% (n=275) auf die Reizung dieser Extremität. Die Reizung des kontralateralen Beines (Bn ko) wurde

Tabelle 1:

Exp. Nr.	Elektroden- Penetra- tionen	Somatosensorische Zellen							
		Total	mehr als 1 Reizort	auch akust.	Reizort Elektrische Reizung				
					Fl ko	Bn ko	Fl ip	Bn ip	
1	13	26	12	7	23	9	10	1	
2	7	26	9	12	19	11	6	2	
3	13	20	9	11	12	10	2	2	
4	13	11	5	7	3	10	2	0	
5	12	38	17	11	24	8	10	5	
6	19	46	28	14	30	29	10	2	
7	9	9	6	3	9	5	2	2	
8	20	44	18	16	35	12	11	4	
9	17	15	9	2	13	6	4	0	
10	10	45	16	5	38	16	7	1	
11	17	22	9	-	18	5	4	0	
12	20	29	5	3	24	3	4	1	
13	22	36	6	3	27	6	8	0	
Summe 192		367	149	96	275	130	80	20	
%					75%	35%	22%	5%	
					Luftstoß - Reizung				
					Ha	Fl v	SF	Bn	Sch
14	16	41	25	12	13	22	30	19	14
15	18	5	5	1	2	5	2	2	1
Summe 34		46	30	13	15	27	32	21	15
%					32%	59%	69%	46%	32%
Summe									
Total	226	413	179	109					
%		100%	43%	26%					

Somatosensorische Neurone des hinteren Repräsentationsgebietes. Fl - Flügel, Bn - Bein, Ha - Hals, SF - Schwungfedern, Sch - Schwanz, ko - kontralateral, ip - ipsilateral. Luftstoß-Reizung nur kontralateral.

noch von 35% (n=130) der Neurone beantwortet, während es beim ipsilateralen Flügel (Fl ip) nur 22% (n=80) und beim ipsilateralen Bein (Bn ip) nur noch 5% (n=20) waren. Die zwei Versuche mit Luftreizung lieferten ein ähnliches Bild.

Abbildung 25 stellt die Spikeantwort eines Neurons im NI auf die elektrische Reizung des kontralateralen Flügels, des kontralateralen Beines und des ipsilateralen Flügels dar.

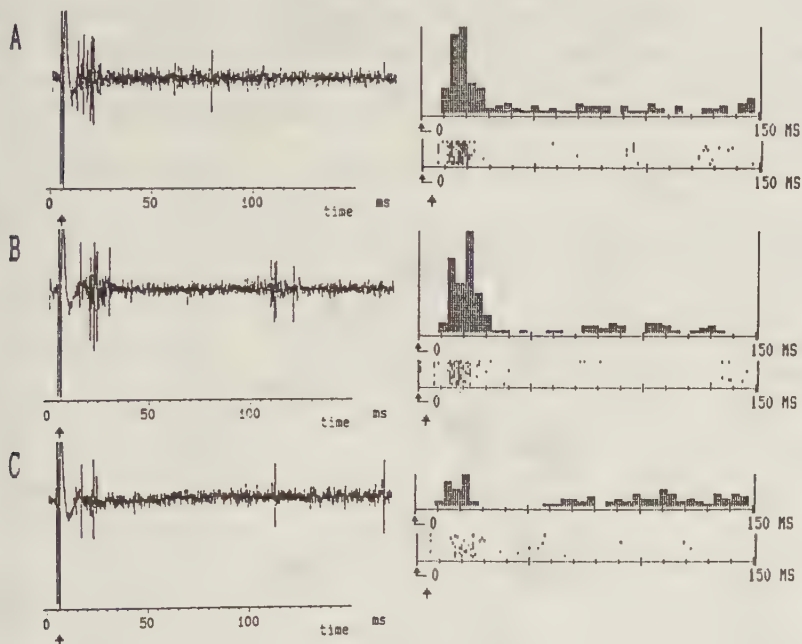


Abb. 25: Evozierte Spikeantwort eines Neurons im caudalen somato-sensorischen Gebiet auf elektrische Reizung von sowohl (A) kontralateralem Flügel, als auch (B) kontralateralem Bein und (C) ipsilateralem Flügel.

Die an 61 Neuronen mit manueller Reizung bestimmten rezeptiven Felder im hinteren Telencephalon bestätigten den bereits mit der elektrischen Reizung gewonnenen Eindruck. Es dominierte eindeutig der Bereich von Rücken und Flügel, und es gab kaum ein rezeptives Feld, ob groß oder klein, welches nicht diesen Bereich mit einschloß. Die wenigen kleinen rezeptiven Felder lagen im vorderen Flügelbereich und im angrenzenden Nacken, ansonsten hatten die meisten die Größe der halben bis ganzen Flügeloberseite, oft mit Teilen des gleichseitigen oder bis über die Mittellinie hinausgehenden Rückenbereichs, oder nahmen die ganze kontralaterale und Teile der ipsilateralen Körperoberfläche ein. Beispiele hierfür sind in Abbildung 26 gegeben.

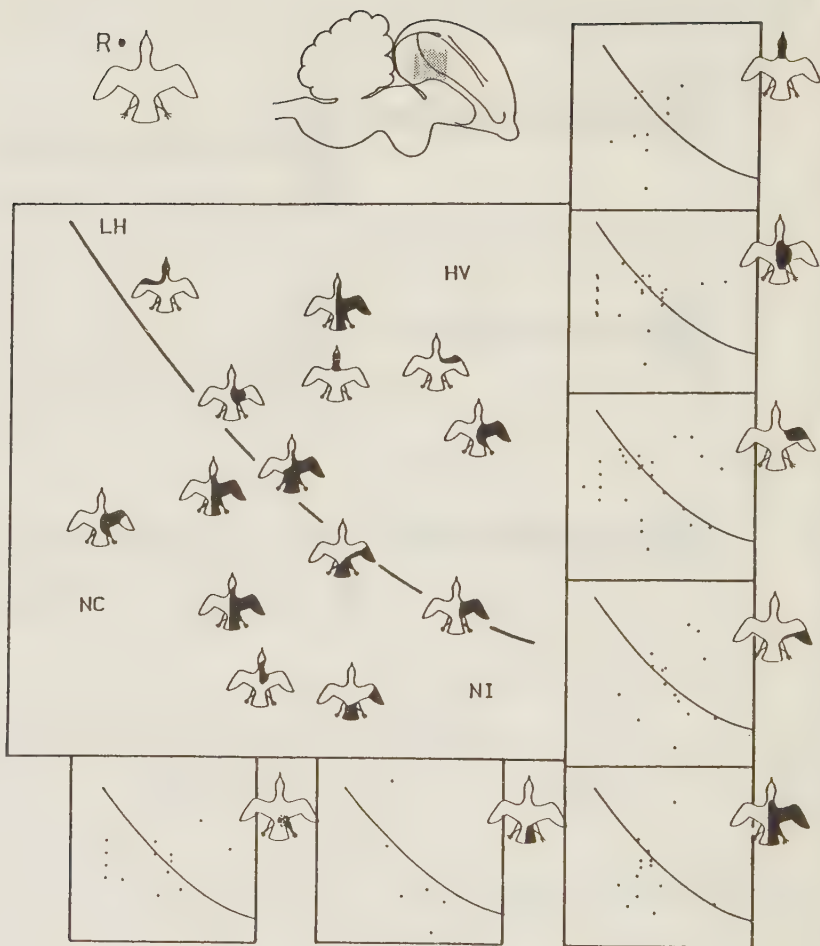


Abb. 26: Schematische Darstellung der Größe rezeptiver Felder von 14 repräsentativ aus 61 ausgewählten Neuronen des caudalen somatosensorischen Gebietes mit topographischem Bezug (großer Kasten). In den kleinen Kästen für 7 verschiedene rezeptive Felder die Lage der zugehörigen Neurone (Punkte). Kein Anzeichen einer Somatotopie. Bei großen rezeptiven Feldern sind Neurone auch mehrfach vertreten. Die rechte Körperseite liegt kontralateral zum Ableitort (R), gegeben ist die Dorsalansicht.

Eine somatotope Ordnung der Repräsentation der rezeptiven Felder ließ sich im caudalen Gebiet nicht feststellen. Dies geht sowohl aus der Abbildung 27 hervor, die die Lokalisation der Neurone zeigt, die auf die elektrische Reizung des kontralateralen Flügels oder Beines antworteten, und aus der Abbildung 26, in der die durch manuelle Reizung ermittelten rezeptiven Felder, eingeteilt in 7 verschiedene Bereiche, zugrunde gelegt wurden.

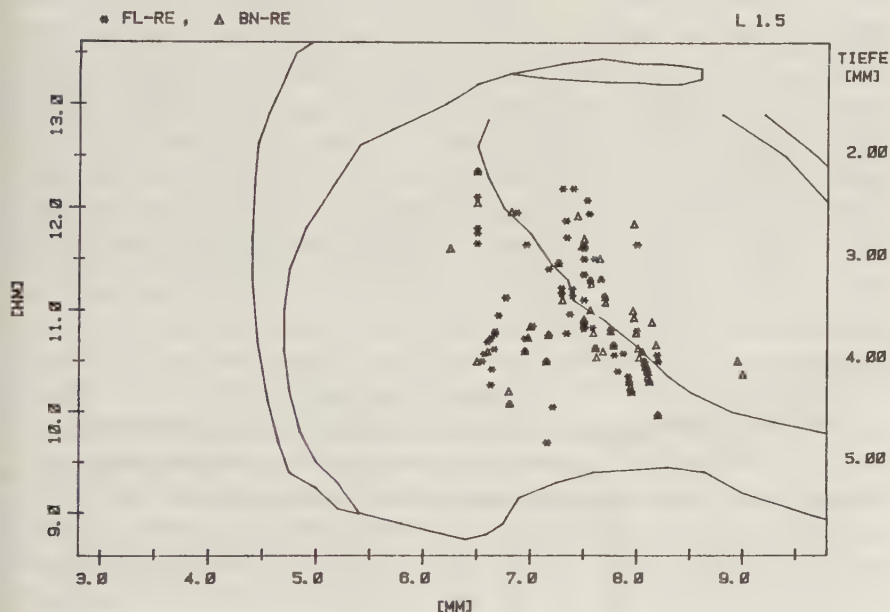


Abb. 27: Schematische Darstellung der linken caudalen Hemisphäre des Telencephalons in einer Sagittalan­sicht 1.5 mm lateral der Mittellinie mit Repräsentation des kontralateralen Flügels (Sterne) und des Beines (Dreiecke) bei jeweils elektrischer Reizung.

Deutlich anders zeigte sich die Lage und Größe der rezeptiven Felder im somatosensorischen Wulst. Von den 216 registrierten somatosensorischen Neuronen antworteten 32% (n=70) auf die Luftstoß-Reizung von mehr als einem Federbereich (Tabelle 2). Von diesen hatte allerdings ein großer Teil ein rezeptives Feld, welches den Bereich vom vorderen Flügel bis hin zum Nacken und Hals betraf, der von zwei Luftdüsen gereizt werden konnte.

Die Häufigkeit, mit der eine bestimmte Körperpartie in den rezeptiven Feldern der untersuchten Neurone eingeschlossen war, war im rostralen deutlich anders verteilt als im caudalen Gebiet. Während die Reizung des vorderen oder hinteren kontralateralen Flügelbereichs bzw. der Schwungfedern nur 22% bzw. 9% (n=48 bzw. 20) der responsiven Neurone erregte, waren es beim Hals/Nacknenbereich 57% (n=123). Von den insgesamt 207 durch den Luftstoß evozierten Zellantworten entfiel noch ein relativ großer Teil von 30% (n=64)

Tabelle 2:

Exp. Nr.	Elektroden-Penetrationen	Somatosensorische Zellen							
		Total	mehr als 1 Reizort	auch akust.	Reizort Luftstoß - Reizung				
					Ha	Fl v	SF	Bn	Sch
16	14	17	2	-	7	7	1	3	2
17	11	16	3	-	11	1	0	4	4
18	3	16	3	2	15	0	0	4	2
19	11	22	13	7	3	3	6	16	6
20	10	22	3	1	14	5	1	2	1
21	11	27	9	2	18	6	2	12	2
22	14	26	7	0	16	8	3	4	0
23	16	61	28	3	39	16	5	17	5
Summe	90	207	68	15	123	48	20	64	22
%					57%	22%	9%	30%	10%
					Elektrische Reizung				
					Fl ko	Bn ko	Fl ip	Bn ip	
24	7	9	2	-	6	4	0	0	
Summe Total	97	216	70	15					
%		100%	32%	7%					

Somatosensorische Neurone des vorderen Repräsentationsgebietes (Wulst). Abkürzungen siehe Tabelle 1.

auf das kontralaterale Bein und den angrenzenden Bauchbereich. Bezüglich der ipsilateralen Körperrepräsentation läßt sich in diesem Fall keine Aussage treffen, da diese Seite mit dem Luftstoß nicht gereizt wurde und der einzige Versuch mit alleiniger elektrischer Reizung der vier Extremitäten zuwenige ($n=9$) Antwortlokalitäten lieferte.

Die im Wulst mit manueller Reizung untersuchten 85 Neurone hatten unterschiedlich große rezeptive Felder, von denen jedoch nur zwei die ganze kontralaterale Körperseite betrafen und eines große Teile der ipsilateralen. Relativ kleine rezeptive Felder wurden auf der Kopfoberseite, am Nacken und Hals, an der vorderen Flügelkante und am Bein, sowie an den Zehen angetroffen (Abb. 28). Der Bauchbereich konnte zwar aufgrund der Lagerung der Taube nicht über die gesamte Länge gereizt werden, jedoch war es auffällig, daß oft dann, wenn sich das rezeptive Feld zum ventralen Hals- bis Brustbereich hinbewegte, auch die Region ums Bein herum ins rezeptive Feld mit eingeschlossen wurde. Diese Beobachtung macht die Annahme berechtigt, daß das eigentliche rezeptive Feld hier den Brust- und Bauchbereich und damit eine größere Fläche einnahm. Wie bereits mit der Luftstoß-Reizung festgestellt, zeigte sich auch bei der manuellen Reizung, daß auf der kontralateralen Körperseite die Bereiche Kopf, Hals, Nacken bis hin zum vorderen Flügel und das Bein oft zu den rezeptiven Feldern gehörten. Auffällig selten waren Bereiche der mittleren bis hinteren Flügelbefiederung vertreten und so gut wie garnicht Partien des Rückens.

Die mittels manueller Reizung untersuchten neuronalen Aktivitäten und rezeptiven Felder gaben den besten Aufschluß über eine somatotope Ordnung im somatosensorischen Wulst. Diese kam sowohl bei einzelnen Elektroden-Penetrationen, als auch in der Kartographie aller rezeptiven Felder zum Ausdruck (Abb. 28). Von dorsal nach ventral, beziehungsweise von der Gehirnoberfläche senkrecht in die Tiefe, war die kontralaterale Körperoberfläche von rostral nach caudal repräsentiert, d.h. dorsal Kopf, Hals, Nacken, dann vorderer und hinterer Flügelbereich und ventral Bein und Schwanz. In Abbildung 29 werden Beispiele für Spikeregistrierungen eines Elektroden-Tracks gezeigt, sowie Potential-Amplituden eines dorsalen und eines ventralen Ableitortes gegenübergestellt.

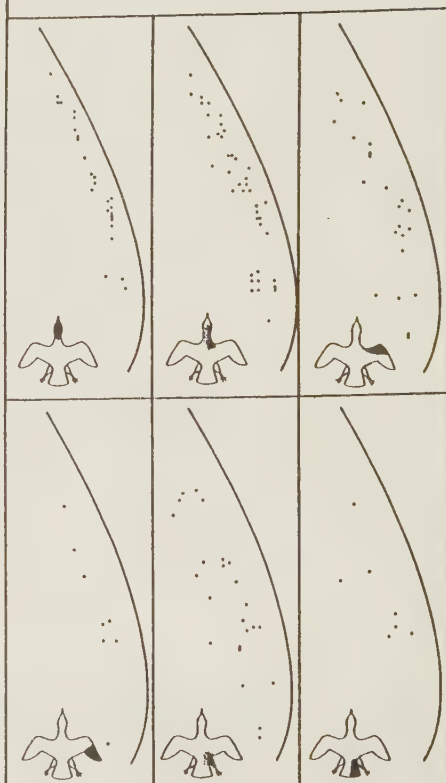
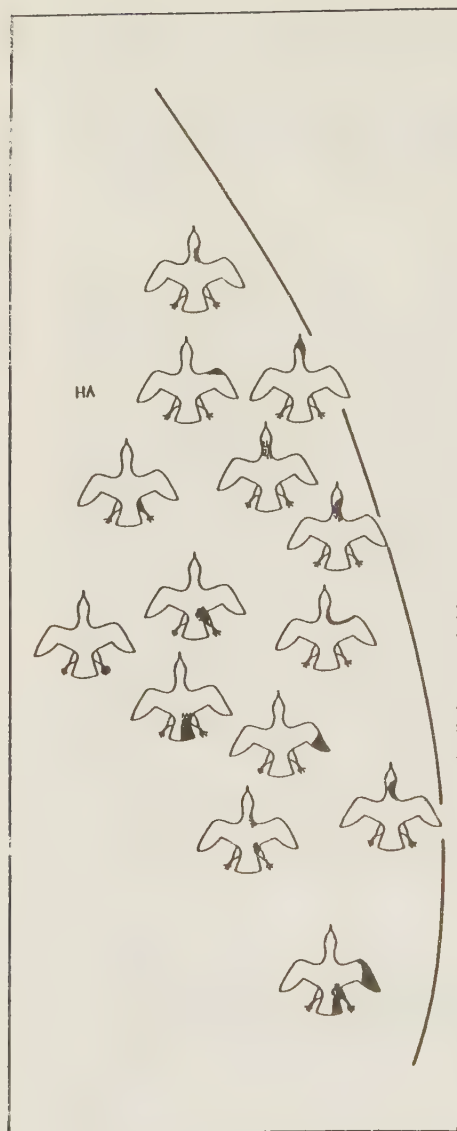


Abb. 28: Schematische Darstellung der Größe rezeptiver Felder von 14 repräsentativ aus 85 ausgewählten Neuronen des rostralen somatosensorischen Gebietes mit ungefährem topographischen Bezug (großer Kasten). In den kleinen Kästen für 6 verschiedene rezeptive Felder die Lage zugehöriger Neurone. Rostrale Körperpartien dichter unter der Oberfläche als caudale. Die rechte Körperseite liegt kontralateral zum Ableitort (R). Geschwärzte Bereiche liegen dorsal, punktierte ventral.

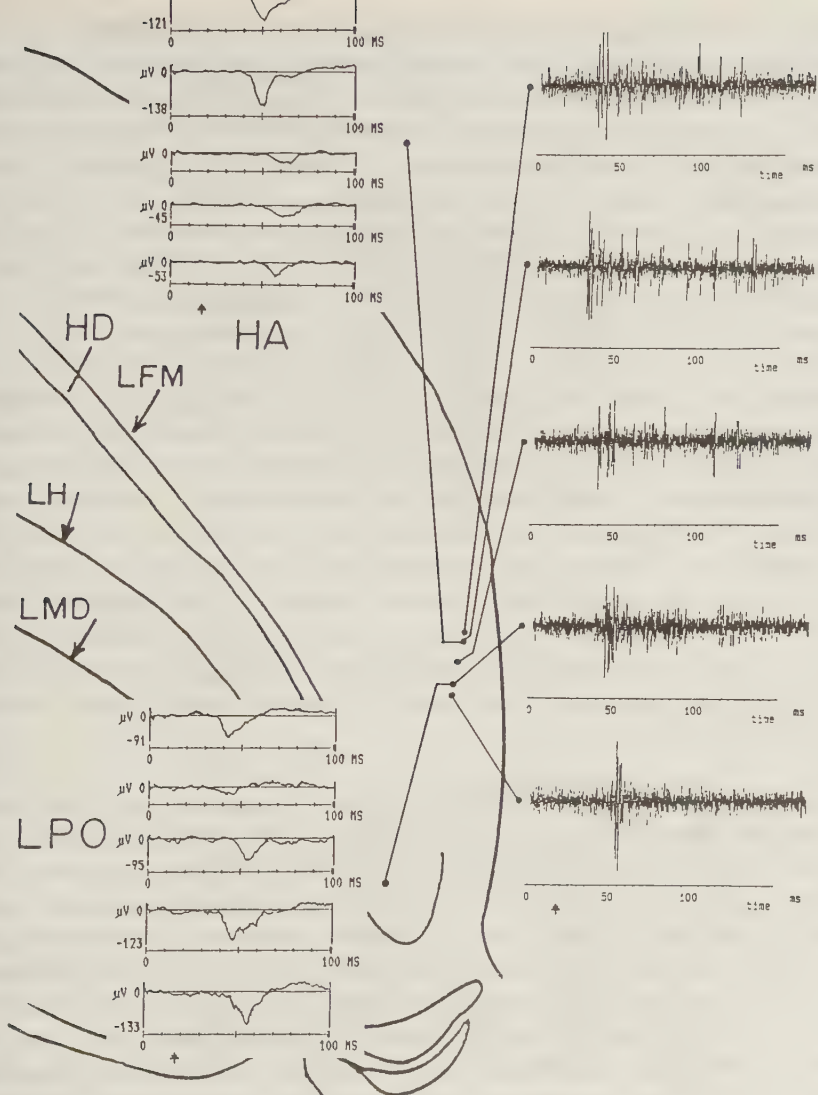


Abb. 29: Schematische Darstellung des rostralen Vorderhirns in einer Sagittalansicht 1.0 mm lateral der Mittellinie mit der Lokalisation von Zellantwort-Registrierungen an fünf unterschiedlichen Orten einer Elektrodenpenetration (rechte Seite) und Feldpotential-Registrierungen einer zweiten ähnlich verlaufenden Elektrodenpenetration an einem dorsal und einem ventral gelegenen Ableitort (linke Seite). Bei Feldpotential-, wie Spikeregistrierungen, jeweils von dorsal nach ventral die evozierte Antwort bei Luftstoß-Reizung von Hals, Flügelvorderkante, Schwungfedern, Bein/Bauch und Schwanzfedern.

Die einzelnen Repräsentations-Bereiche waren nicht immer streng voneinander* getrennt. Des öfteren waren Zellantworten auf Reizung des Hals/Nackenbereiches auch noch in einer Tiefe zu registrieren, in der bereits das Bein repräsentiert war, umgekehrt waren hingegen caudale Körperabschnitte nie dorsal repräsentiert. Möglicherweise liegt hier eine Überlappung vor oder ein mittlerer Bereich mit größeren rezeptiven Feldern, wie zum Beispiel für die Bauchpartie. In 2 Fällen konnte einige 100 μ m unterhalb der Bein/Bauch- und Schwanzrepräsentation eine evozierte Zellantwort bei mechanischer Reizung nur der Zehenventralseite gefunden werden.

Anhand der Feldpotential-Ableitungen mit Glaskapillar-Elektroden ließ sich ebenfalls eine somatotope Gliederung annehmen. Je nach Verkippung der Elektrodenachse lagen die Maxima der Potentiale unterschiedlich tief unter der Gehirnoberfläche. Bei einem mit 15° nach caudal geführtem Elektrodeneinstich, wie in Abbildung 29 dargestellt, erreichte das Potential bei Luftreizung der Halspartie etwa 1100 μ m vom Einstichpunkt entfernt sein Maximum. Der vordere Flügel folgte 150 μ m tiefer kurz darauf, weitere 150 μ m tiefer die Schwungfedern, etwa nochmal 150 - 350 μ m weiter das Bein und der angrenzende Bauchbereich und am unteren Ende direkt gefolgt von den Schwanzfedern.

Ein direkter Vergleich der rezeptiven Felder des rostralen und caudalen Gebietes nach ihrer Größe und Lage wird anschaulich durch die Schemata in den Abbildungen 30A und 30B möglich. Die Striche markieren die Lage der einzelnen rezeptiven Felder auf der Körperoberfläche, und die zusammengenommene Länge eines jeweiligen Striches ist außerdem ein Maß für die Größe des Feldes; kleine rezeptive Felder sind zusätzlich mit einem Punkt markiert. Im Vergleich dieser beiden Schemata wird sofort deutlich, daß in der caudalen Region weitaus häufiger als im Wulst große rezeptive Felder, bis hin zur ganzen kontralateralen Körperseite, auftraten. Weiterhin wird hier auch der Unterschied in der Repräsentation deutlich. Während im Wulst der Bereich Flügel und Rücken schwach vertreten war, war er im hinteren Gebiet der dominierende Teil.

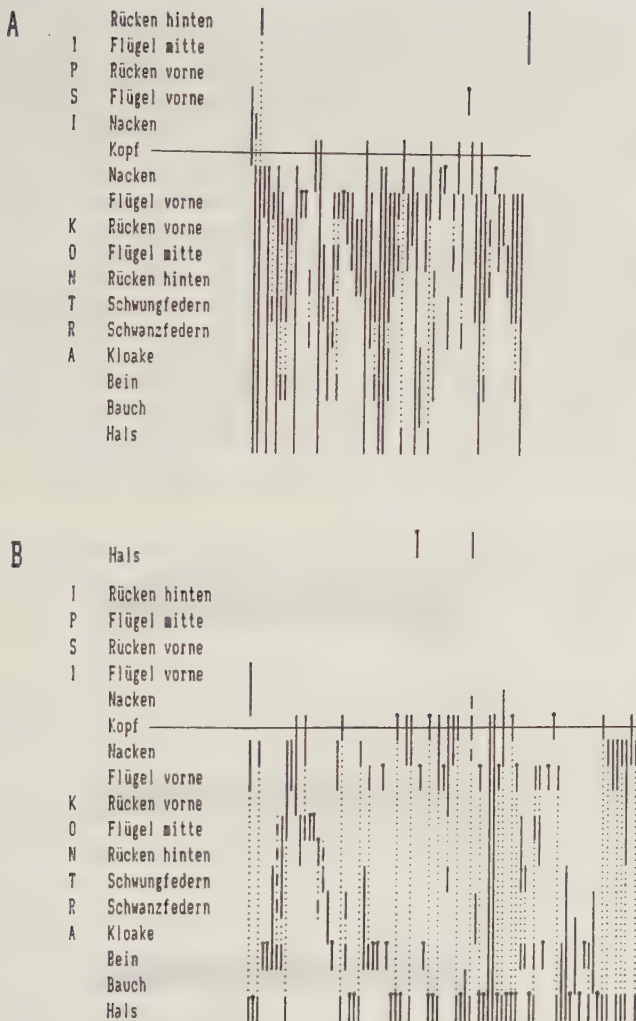


Abb. 30: Halbschematische Darstellung der Lage und Größe von rezeptiven Feldern im hinteren (A, n=61) und vorderen (B, n=85) telencephalen somatosensorischen Projektionsareal nach Bestimmung durch manuelle mechanische Reizung. Durchgezogene Linien bedeuten zusammenhängende rezeptive Felder, kleine sind zusätzlich mit einem Punkt markiert.

3.1.5. Spezifität der Zellantworten

Wie bereits angesprochen, befindet sich im caudalen Telencephalon in direkter Nachbarschaft zum somatosensorischen Gebiet auch die akustische Repräsentation, bestehend aus der Eingangsschicht L2 im NC, den sekundären Schichten L1 und L3, größtenfalls auch noch im NC, und weiteren nachgeschalteten Strukturen im HV. Aus diesem Grund wurde bei Ableitungen aus dieser Region regelmäßig auch mit einem Klick-Laut akustisch gereizt. Für den Wulst ist hingegen seit langem bekannt, daß hier ein hochentwickeltes visuelles Verarbeitungszentrum etabliert ist. Um die somatosensorischen Projektionsareale von diesem abgrenzen zu können, wurde deshalb hier mit einer Leuchtdiode vor dem kontralateralen Auge auch optisch gereizt. Eine akustische Reizung wurde bei einigen somatosensorisch responsiven Neuronen ebenfalls getestet.

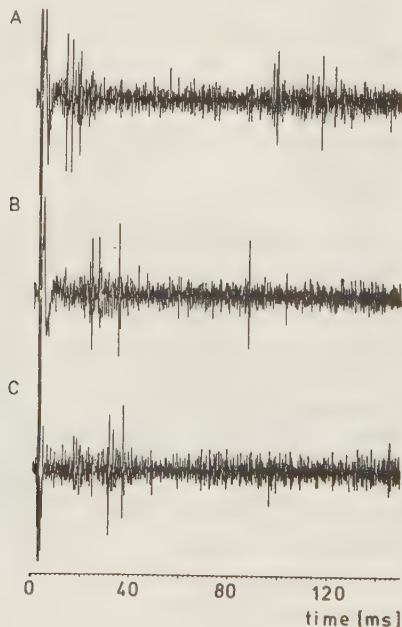


Abb. 31: Spikeantwort eines Neurons aus dem caudalen Gebiet, welches sowohl durch elektrische Reizung des kontralateralen Flügels (A) und des kontralateralen Beines (B), als auch durch einen Klick-Reiz (C) erregt wird.

Bei der akustischen Reizung wurde festgestellt, daß es im caudalen Gebiet außer rein akustisch responsiven Zellen, auch viele gab, die sowohl durch akustische wie auch durch somatosensorische Reizung erregt wurden. Von den 413 registrierten somatosensorisch responsiven Zellen zeigten 26% (n=109) ein solches bimodales Verhalten (Tabelle 1, "auch akust."). Abbildung 31 gibt ein Beispiel für eine solche bimodale Zellantwort.

Ähnlich den somatosensorischen Zellantworten waren kurzlatente akustische Zellantworten in der caudalen Region unterhalb der Lamina hyperstriatica im NC zu finden, während solche mit größerer Latenz aus dem HV abgeleitet wurden. Rein akustische mit kurzer Latenzzeit nahmen gegenüber den somatosensorisch responsiven Neuronen in der Regel eine mehr caudale und ventrale Position ein, die mit längerer Latenz dagegen lagen dorsal zwischen den ebenfalls späteren somatosensorischen Zellen.

Ein sehr großes akustisch evoziertes Feldpotential konnte in weiten Bereichen des caudalen Gebietes registriert werden.

Von den gefundenen 216 somatosensorischen Neuronen des rostralen Gebietes beantworteten nur 7% (n=15) auch einen akustischen Reiz (Tabelle 2). Überhaupt fanden sich nur sehr wenige Neurone, die durch akustische Reizung erregt werden konnten. Das Geräusch des Luftstoßes hatte kaum stimulierende Wirkung und ein Klick-Laut auch nur mit hoher Intensität. In diesem Fall war durchaus schon eine mechanische Reizung der Federn durch die Schallwelle möglich, oder eine Vibration der Unterlage.

Die nur im somatosensorischen Wulst angewendete optische Reizung hatte weder eine Zellantwort, noch ein evoziertes Feldpotential zur Folge.

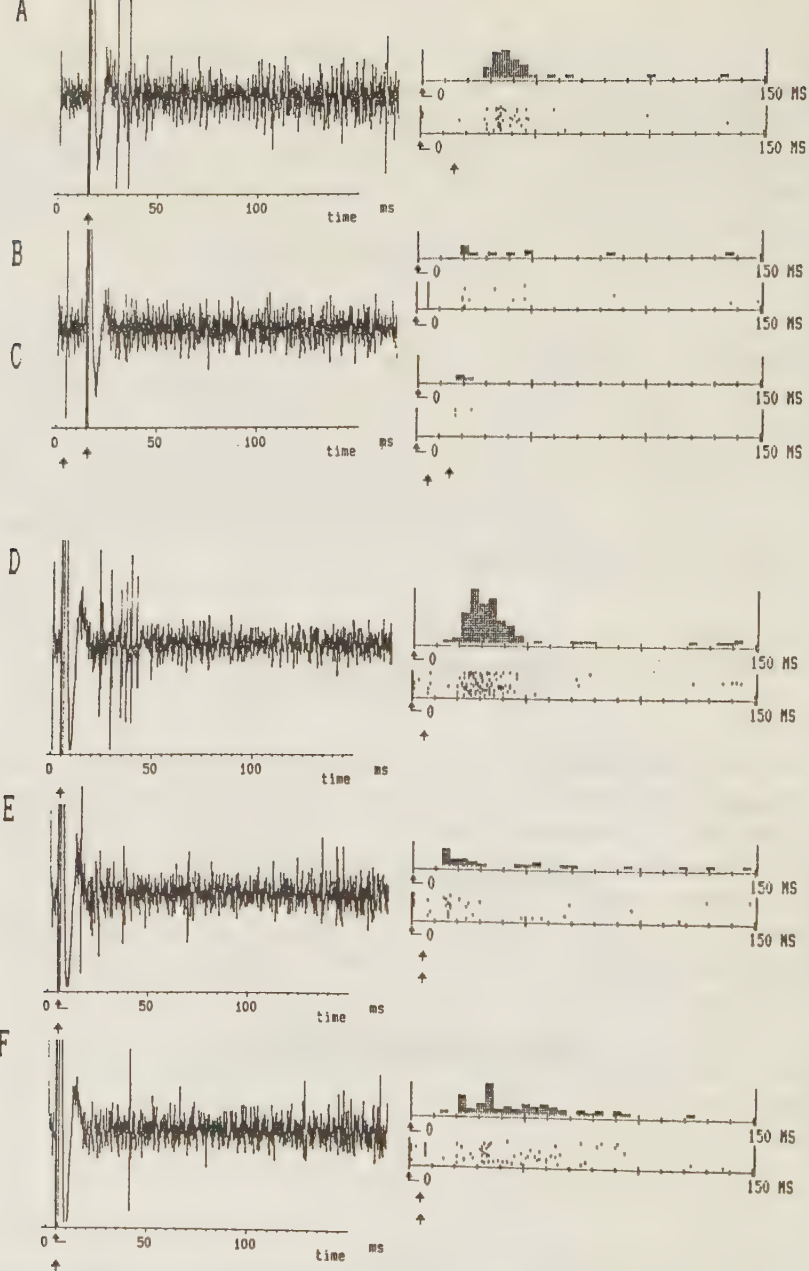


Abb. 32: Effekte von Kombinationsreizen auf Zellantworten aus dem caudalen Gebiet. Alleinige somatische (elektrische) Reizung (A) des ipsilateralen Flügels und (D) des kontralateralen Beines. Zusätzliche (B) akustischer Reizung 10 ms früher, (C) elektrische Reizung des kontralateralen Flügels 10 ms früher, (E) elektrische Reizung des kontralateralen Flügels gleichzeitig und (F) elektrische Reizung des ipsilateralen Flügels gleichzeitig.

3.1.6. Interaktion

Bei der vorangegangenen Beurteilung der Reizspezifität der somatosensorischen Neurone konnten, aufgrund der geringen Spontanaktivität, nur Erregungsabläufe registriert und untersucht werden, und nicht eine möglicherweise hemmende konvergente Wirkung. Aus diesem Grund wurde in einigen Fällen getestet, welcher Effekt sich an der somatischen Zellantwort ergab, wenn der somatische Reiz mit einem gleichzeitig oder einige Millisekunden vorher gegebenen akustischen, optischen oder ebenfalls somatischen Reiz kombiniert wurde. Die zeitliche Differenz zwischen den beiden Reizen wurde in der Regel so gewählt, daß die Zellantwort auf den ersten Reiz, falls vorhanden, entweder kurz vor die zweite (somatische) fiel, oder mit dieser zusammentraf. Bei nicht vorhandener Antwort auf den ersten Reiz (Hemmung) wurde zumindest die erwartete bzw. bekannte Latenzzeit für eine solche Reaktion berücksichtigt.

In allen 15 Fällen, bei denen im caudalen Gebiet die Kombination mit einem akustischen Reiz (Klick-Laut) getestet wurde, waren die somatischen Zellantworten mehr oder weniger stark vermindert. In Abbildung 32A+B ist eine somatische Zellantwort mit und ohne zusätzlichen akustischen Reiz dargestellt.

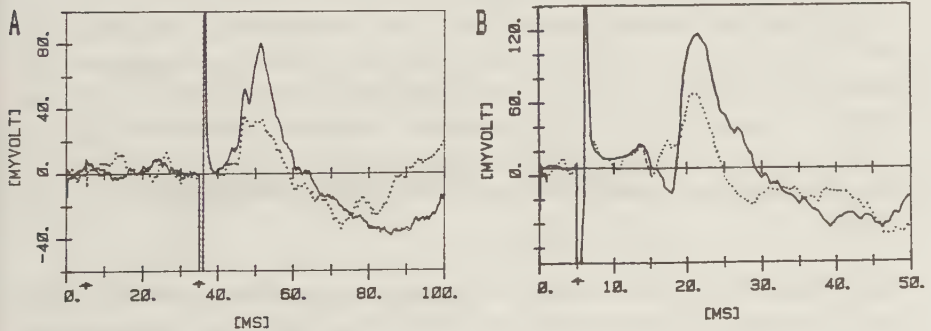


Abb. 33: Effekte von Kombinationsreizen auf die Feldpotential-Antwort im Hyperstriatum ventrale. Alleinige elektrische Reizung des kontralateralen Flügels (—) und zusätzliche akustische Reizung (Klick-Laut) 30 ms vorher (.....) in (A) oder zusätzliche optische Reizung durch Handbewegungen in (B).

Bei Versuchstieren mit implantierten Elektroden konnte an Feldpotentialen ebenfalls beobachtet werden, daß ein vor dem elektrischen Reiz gegebener akustischer Reiz das somatische Potential deutlich verminderte. Dieser Effekt war am stärksten ausgeprägt, wenn der akustische Reiz 20-40 ms vor dem elektrischen Reiz am kontralateralen Flügel gegeben wurde, und schwächte vor allem die mittlere Komponente ab (bis zu 50%; Abb. 33A).

Eine Verminderung dieser Potentialkomponente konnte auch beobachtet werden, wenn die Taube während der elektrischen Reizung durch Handbewegungen optisch gereizt bzw. allgemein in einen höheren Aufmerksamkeitszustand versetzt wurde (Abb. 33B).

Im hinteren Areal wurde, aufgrund der großen rezeptiven Felder, außerdem die Kombination aus zwei cutanen elektrischen Reizen verschiedener Lokalität (Flügel gegen Bein, oder Flügel gegen Flügel) angewandt. Von 11 Tests hatte nur einer keine hemmenden Auswirkungen. Dieser beobachtete Effekt war dann am deutlichsten ausgeprägt, wenn der zeitliche Abstand zwischen den beiden Reizen so gewählt wurde, daß die Antwort auf den ersten Reiz, wenn vorhanden, 5-20 ms vor die zweite Antwort fiel. Beispiele hierfür sind in den Abbildungen 32A+C und 32D-F gegeben.

Die im rostralen Wulst untersuchten Neurone äußerten bei Kombinationsreizen ein anderes Verhalten. Die somatosensorische Antwort von 16 Neuronen wurde bei gleichzeitiger oder vorangegangener akustischer Reizung nur in drei Fällen ein wenig und in einem stärker abgeschwächt. Vergleichende Beispiele evozierter Zellantworten mit und ohne Kombination mit einem akustischen Reiz veranschaulichen zwei Beispiele in Abbildung 34 für das vordere Gebiet.

In einigen Fällen wurde auch ein zusätzlicher optischer Reiz gegeben. Ebenso wie eine optische Reizung im rostralen Wulst keine Zellantworten auslöste, so konnte auch keine Verminderung der somatischen Antwort beobachtet werden.

Die Kombination von somatischen Reizen wurde im Wulst nicht untersucht, da hier überwiegend mit dem Luftstoß gereizt wurde und der Kombinationsreiz nur elektrisch gegeben werden konnte.

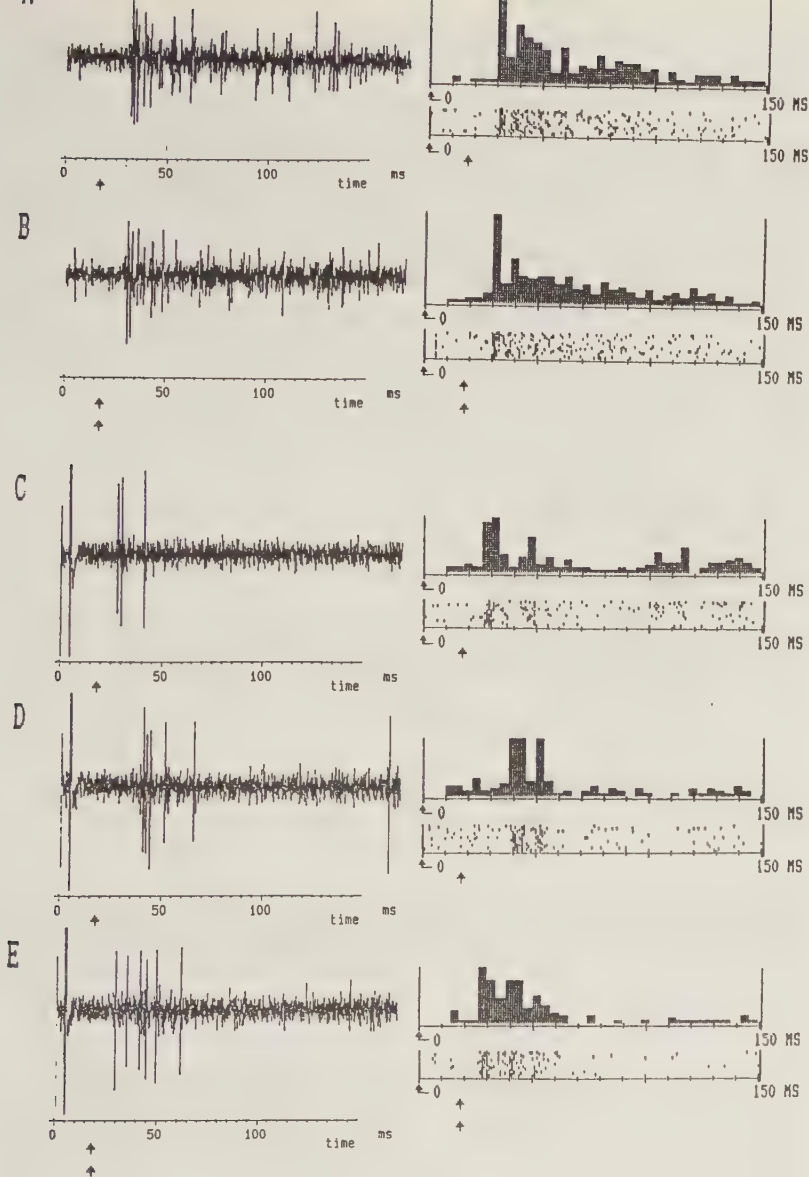


Abb. 34: Zwei Beispiele für den Effekt von Kombinationsreizen auf die Zellantworten im rostralen Wulst. Im unteren Beispiel antwortet die Zelle auch auf starke akustische Reizung. Alleinige somatische (Luftstoß) Reizung von (A) Flügelvorderkante und (D) Hals. (B,E) zusätzliche gleichzeitige akustische Reizung und (C) eine Zellantwort bei alleiniger akustischer Reizung.

3.1.7. Narkoseeffekt

Sowohl die Halothan- als auch die Urethan-Narkose hatten einen Einfluß auf die evozierte Antwort und die allgemeine Zellaktivität. Mit zunehmender Narkosetiefe wurden die evozierten Feldpotentiale kleiner und auch ihre Latenzzeit wurde erheblich größer (Abb. 35). Bei dem Versuch, an narkotisierten Tauben Zellantworten abzuleiten, fiel auf, daß die Spontanaktivität erheblich niedriger bis ganz abwesend war, und daß unter diesen Bedingungen nur wenige reizspezifisch erregte Neurone gefunden werden konnten.

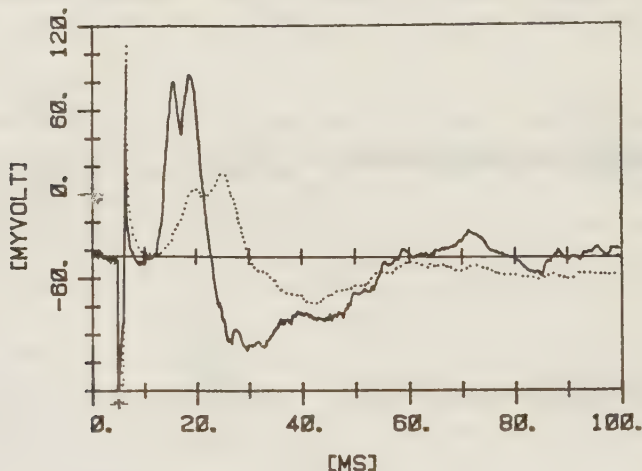


Abb. 35: Effekt der Halothan-Narkose an einem Feldpotential aus dem caudalen Gebiet (HV). Elektrische Reizung des kontralateralen Flügels beim wachen (____) und beim narkotisierten Tier (.....).

3.1.8. Läsionen

Läsionen der aufsteigenden Bahnen im Rückenmark wurden an insgesamt 32 Tauben durchgeführt. Dabei entfielen 23 auf die Läsion des Hinterstrangs (beider dorsaler Funiculi, DF), 8 betrafen, zum Teil nach DF-Läsion, die dorsalen Teile der Seitenstränge (DLF; lateraler Funiculus, LF), 4 umfaßten als kontralateraler dorsaler Quadrant (DQ) den halben DF und den anliegenden DLF, und bei weiteren 5 Versuchen wurde der ipsilaterale Seitenstrang durchtrennt. Abgeleitet wurde, wie auch bei anderen Experimenten, immer aus der linken Vorderhirn-Hemisphäre.

Der Effekt der Läsionen wurde sowohl an evozierten Feldpotentialen, als auch in einigen Fällen auf der Ebene von Zellantworten untersucht. Die durch eine Läsion bedingten Veränderungen an den Zellantworten deckten sich bezüglich der Latenzzeiten mit denen, die im gleichen Zeitabschnitt an den Feldpotentialen beobachtet werden konnten. Zeigte sich keine Beeinflussung der Zellantwort, so lag diese in diesem Fall außerhalb des betreffenden Zeitbereichs. Wegen der besseren Stabilität der Reizbedingungen wurde zwar meistens elektrisch gereizt, in einigen Fällen wurde jedoch auch der Luftstoß angewendet.

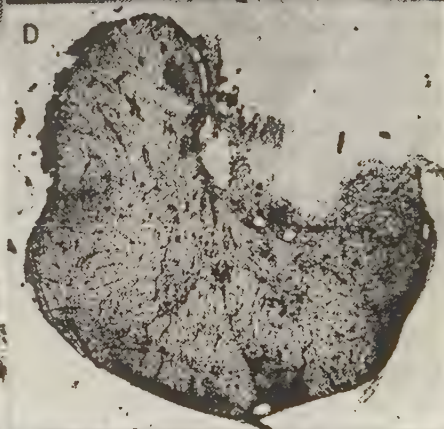
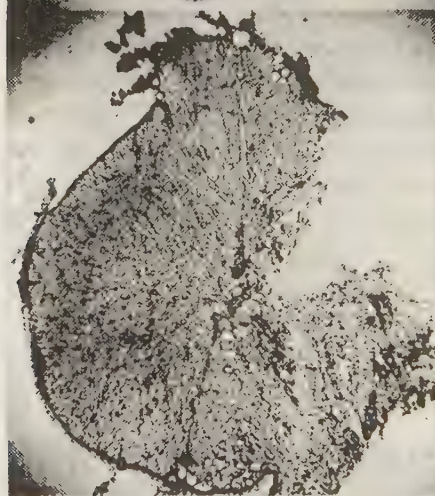
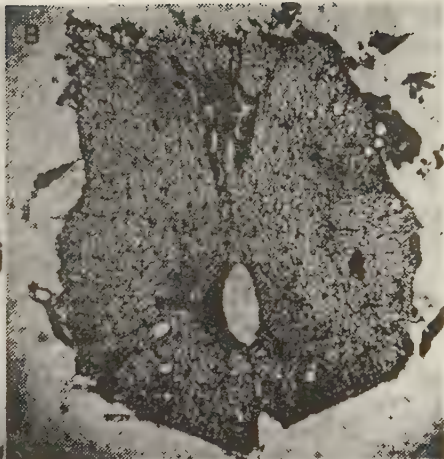
Das Ausmaß der einzelnen Läsionen wurde jeweils nach Abschluß des Versuches im Rahmen der histologischen Aufarbeitungen untersucht. Die Läsionsstelle bot zwar im transversalen Schnitt kein reales Bild, da bei längerer Überlebenszeit des Versuchstieres etwas von der Rückenmark-Substanz durch die Öffnung in der Dura hochquoll, jedoch war das Ausmaß der Läsion noch gut abzuschätzen. Bei Tracer-Experimenten konnte zudem anhand von retrograd markierten Fasern der intakte Zustand der Fasern beurteilt werden. Die Abbildungen 36A-E zeigen Transversalschnitte im Bereich verschiedener Läsionen im oberen Halsmark und zum Vergleich ein Objekt ohne Läsion (Abb. 36F).

3.1.8.1. DF - Läsion

Vor und nach einer Hinterstrang-Läsion wurden bei 21 Experimenten evozierte Feldpotentiale abgeleitet. Neunmal geschah dies nur im caudalen Telencephalon, siebenmal nur im vorderen und in weiteren 5 Fällen wurde gleichzeitig aus beiden abgeleitet. Weiterhin konnte bei 8 Versuchen vor und nach Läsion von somatosensorischen Zellen abgeleitet werden, fünfmal aus dem caudalen Telencephalon und dreimal aus dem rostralen.

+

Abb. 36: Transversal geschnittenes Rückenmark (40 μ m) im Bereich des oberen Cervicalmarks mit Läsion (A,B) der dorsalen Funiculi, (C) eines dorsolateralen Funiculus, (D) eines dorsalen Quadranten und (E) eines Seitenstrangs. (F) Ein Schnitt ohne Läsion.



500 μm

3.1.8.1.1. Rostrales Gebiet (Wulst)

Feldpotentiale

Nach elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels aus dem HA abgeleitete Potentiale waren nach DF-Läsion deutlich reduziert ($n=9$). Wie die Abbildungen 37A und 37C demonstrieren, betraf die Verminderung sowohl frühe, wie auch spätere Bereiche des Potentials in unterschiedlichem Ausmaß, der frühe Bereich war jedoch oft stärker reduziert. Das Potential war meistens um etwa die Hälfte reduziert und nie ganz verschwunden. Wurden mit dem Luftstoß die vordere Partie des Flügels ($n=3$) und die Schwungfedern ($n=4$) gereizt, so waren die Potentiale nach Läsion entweder deutlich reduziert oder ganz verschwunden. Frühe Komponenten waren hier ebenfalls stärker betroffen.

Im Gegensatz zum Flügelpotential wurde das Potential des kontralateralen Beines durch die DF-Läsion außer in einem Fall nicht verringert. Das meistens nur aus einer negativen Komponente bestehende Potential blieb entweder unverändert ($n=7$) oder wurde zunächst deutlich größer ($n=4$), hatte aber einige Zeit später teils wieder die gleiche Amplitude (Abb. 37B und 37D).

Die bei elektrischer Reizung der ipsilateralen Extremitäten wesentlich kleineren Potentiale zeigten ein ähnliches Verhalten. Während bei Luftreizung der Schwanzfedern, genau wie beim Bein, überwiegend keine Änderung eintrat ($n=3$), bewirkte eine DF-Läsion bei der Luftstoß-Reizung der kontralateralen Halsseite ($n=2$) eine Potential-Verminderung, die ähnlich der am Flügelpotential ausfiel.

Zellantworten

In wenigen Fällen konnte aus dem vorderen Gebiet direkt vor und nach der DF-Läsion auch von Zellen abgeleitet werden. Zellantworten, welche durch elektrischer Reizung ($n=1$) oder Luftreizung des vorderen kontralateralen Flügels ($n=1$) evoziert werden konnten, waren nach der DF-Läsion völlig verschwunden, ebenso die bei Luftreizung der Schwungfedern ($n=2$).

Unverändert waren dagegen Zellantworten, die bei elektrischer Reizung der Beine ($n=1$, ip; $n=1$, ko), und bei Luftreizung des kontralateralen Beines ($n=1$) oder der Schwanzfedern ($n=1$) registriert wurden.

Deutlich reduziert, aber nicht weg, war auch die bei Luftreizung des kontralateralen Halses ($n=1$) evozierte Zellantwort. Die Abbildungen 45 und 46 zeigen Beispiele für Zellantworten vor und nach DF-Läsion.

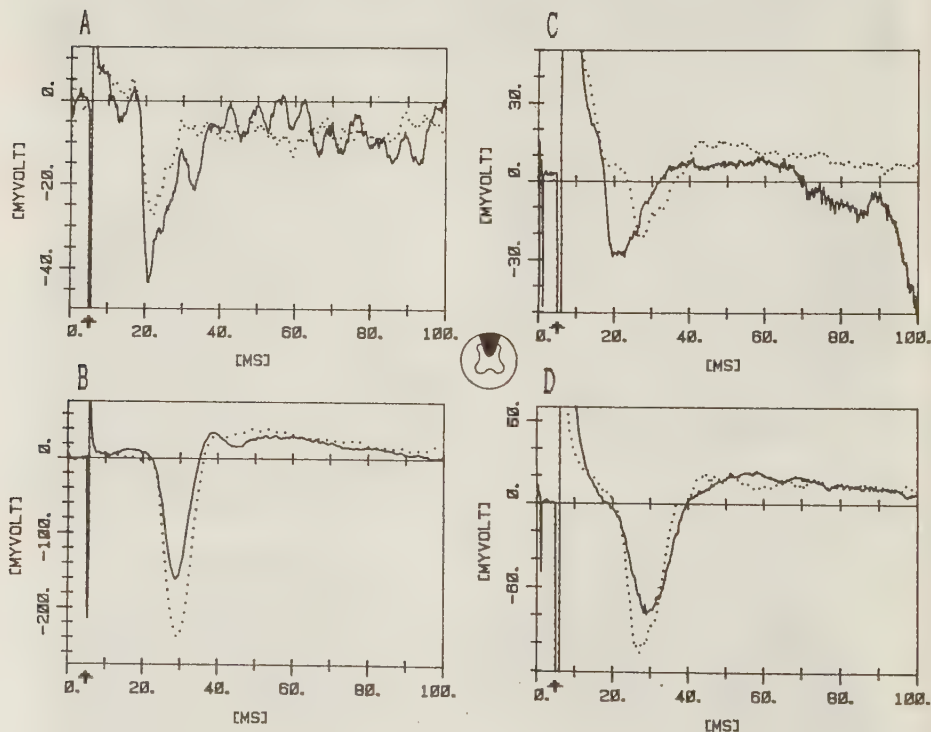


Abb. 37: Durch elektrische Reizung des kontralateralen Flügels (A,C) und des kontralateralen Beines (B,D) evozierte Feldpotentiale aus dem rostralen Wulst jeweils vor (—) und nach (.....) DF-Läsion.

3.1.8.1.2. Caudales Gebiet

Feldpotentiale

Bei 14 Ableitungen aus dem caudalen Vorderhirn, bei denen eine Hinterstrang-Läsion durchgeführt wurde, wurde in 13 Fällen die Auswirkung am elektrisch evozierten Potential des kontralateralen Flügels untersucht. Meistens zeigten sich nach der Läsion nur relativ geringe oder manchmal auch keine Veränderungen am Potential. Während die frühen Komponenten P1 und N1 nie deutlich verändert waren, war dies jedoch für einen mittleren Bereich von ca. 14-21ms der Fall, der sich in der Regel mit der P2-Komponente deckte. Je nach Ableitort und Potentialform war dieser Teil entweder kleiner, was meistens bei ventral gelegenen Ableitorten der Fall war, oder positiver bei weiter dorsal gelegenen Ableitungen aus dem HV, wo diese Komponente schon vorher eine positive Polarität von großer Amplitude besaß. Die Abbildungen 38A, C, E und F zeigen hierfür anschauliche Beispiele. Die langgezogene, in der Regel negative Nachschwingung, war in fast allen Fällen deutlich kleiner, vor allem im Hyperstriatum ventrale.

Ähnlich wie bei der elektrischen Reizung war auch der Effekt der DF-Läsion bei der Luftreizung. Sowohl das Potential der Flügelvorderkante (n=2) als auch das der Schwungfedern (n=2) wurde im mittleren Teil reduziert (Abb. 39A + C).

Wie beim kontralateralen Flügel war auch bei Reizung anderer Areale der Körperoberfläche das resultierende Potential nach DF-Läsion nie in seinen frühen Abschnitten betroffen. Eine Verringerung trat hauptsächlich im mittleren und späteren Bereich auf, war aber nicht gravierend.

Bei elektrischer Reizung des kontralateralen Beines ergab sich in 8 Fällen eine Abnahme des Potentials ab 16 ms oder in 2 Fällen erst ab 30 ms (Abb. 38B+D). Ein ähnlicher Befund ergab sich bei elektrischer Reizung des ipsilateralen Flügels (n=2) und des Beines (n=3), sowie bei der Reizung mit dem Luftstoß am kontralateralen Bein (n=2) und am Schwanz (n=2). Abbildung 39B und D gibt je ein Beispiel bei Luftstoß-Reizung.

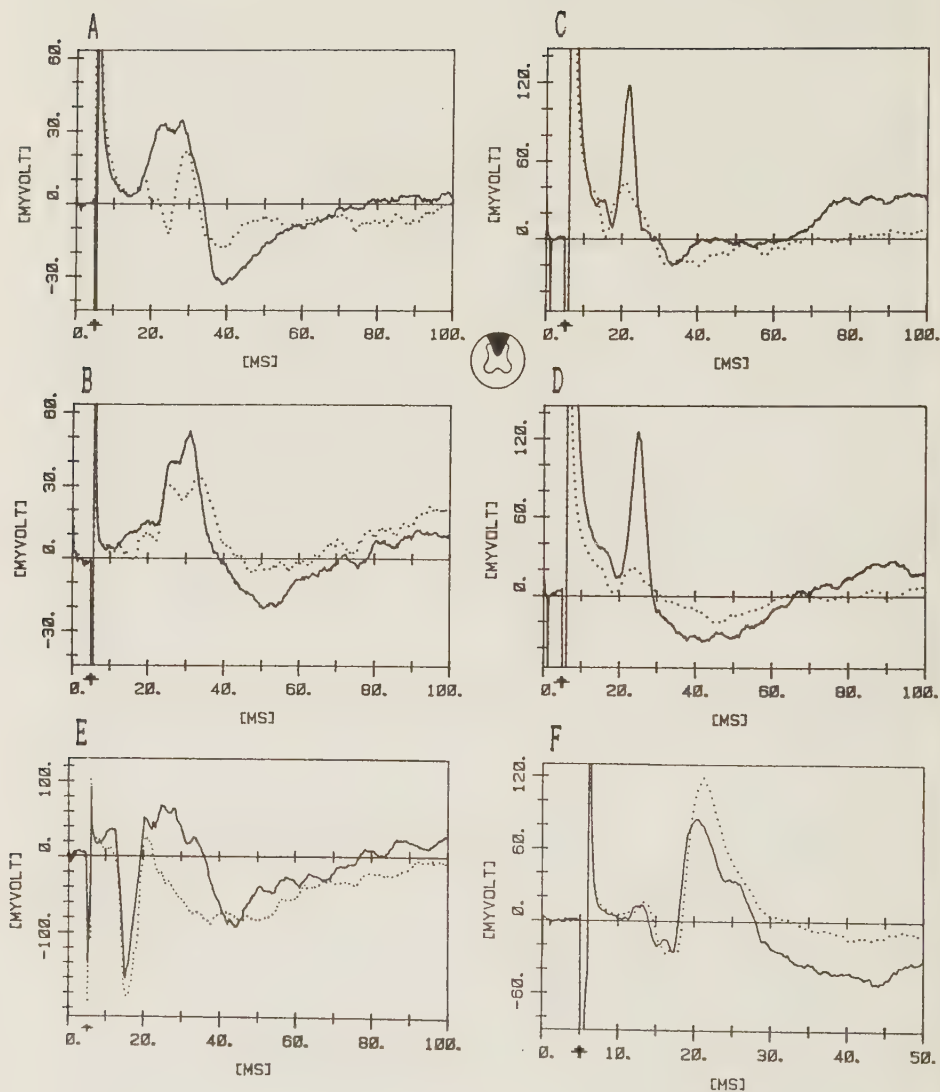


Abb. 38: Durch elektrische Reizung des kontralateralen Flügels (A,C,E,F) und des kontralateralen Beines (B,D) evozierte Feldpotentiale aus dem caudalen Gebiet jeweils vor (—) und nach (.....) DF-Läsion.

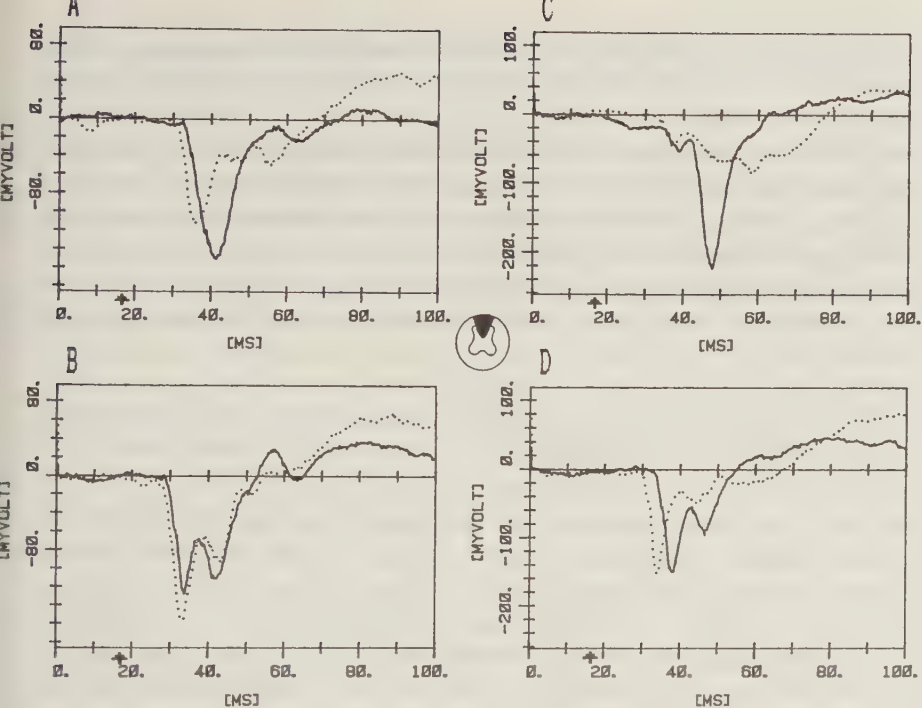


Abb. 39: Durch Luftstoß-Reizung der Flügelvorderkante (A), der Bein/Bauchregion (B), der Schwungfedern (C) und der Schwanzfedern (D) evozierte Feldpotentiale aus dem caudalen Gebiet jeweils vor (—) und nach (.....) DF-Läsion.

Zellantworten

Auch bei Registrierung von Zellantworten blieben nach DF-Läsion solche Zellentladungen bestehen, die von kurzer Latenz waren. In den Abbildungen 47 bis 50 ist dies viermal für den kontralateralen Flügel (2x elektr., 2x Luft), einmal für das kontralaterale Bein, einmal für das ipsilaterale Bein und einmal für den ipsilateralen Flügel dargestellt. In Abbildung 48, 49 und 50 ist zu sehen, daß im mittleren bis späteren Latenzbereich Zellentladungen wegfallen oder noch spätere hinzukommen. Die Antwort bei elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels ($n=4$) wurde im Mittel ab 12 ms dünner und war von 14 bis ca. 20 ms ganz weg. Bei Luftreizung der Schwungfedern ($n=1$, Abb. 47C) war sie von 33–45 ms weg (spätlatent), bei Reizung der Flügelvorderkante ($n=1$, Abb.

47A) eine Zellantwort im Bereich 15-18 ms noch erhalten (früh-latent).

Bei kontralateraler elektrischer Beinreizung (n=1) blieb eine kurzlatente Antwort (13-14 ms) nach der Läsion erhalten, während eine spätlatente in einem anderen Fall bei Luftreizung (Abb. 47B, n=1) verschwunden war. In zwei Fällen wurde eine Zellantwort bei elektrischer Reizung des ipsilateralen Flügels registriert, die in einem Fall nach 20 ms ausblieb (Abb. 49) und in dem anderen nach 15 ms.

3.1.8.2. DLF - und DQ - Läsion

In vier von 8 Experimenten, während derer Läsionen der dorsolateralen Funiculi (DLF) durchgeführt wurden, wurde aus dem caudalen Telencephalon abgeleitet, bei 3 aus dem vorderen Gebiet und bei einem aus beiden. Von diesen wurden bei 2 Versuchen gleichzeitig Feldpotentiale und Zellantworten registriert, bei dreien nur Zellantworten. Hinzu kamen in dieser Gruppe noch vier Experimente mit DQ-Läsionen der kontralateralen Seite, die neben dem halben DF auch einen DLF mit einschlossen. In allen Fällen wurden evozierte Feldpotentiale abgeleitet, dreimal nur aus dem caudalen Gebiet und einmal aus beiden.

3.1.8.2.1. Rostrales Gebiet

Feldpotentiale

Während bei 3 Versuchen beide DLFs nach bereits erfolgter DF-Läsion durchtrennt wurden, wurde bei einem Experiment allein der rechte DLF unterbrochen. Bei ausschließlich elektrischer Reizung ergaben sich im letzteren Fall unterschiedliche Effekte an den Potentialen von Flügel und Bein. Während das zum kontralateralen Flügel gehörige Potential nach Läsion etwas größer war (Abb. 40A), war dasjenige vom kontralateralen Bein drastisch verkleinert (um ca. 85%; Abb. 40B). Die wesentlich kleineren Potentiale vom ipsilateralen Flügel und Bein waren kaum verändert (Abb. 40C+D).

Bei den anderen drei Experimenten, bei denen zuvor eine Hinterstrang-Läsion durchgeführt worden war, führte die zusätzliche Läsion beider DLF's zum völligen Verschwinden aller Feldpotentiale. Die auf der kontralateralen Seite durch den Luftstoß evozierten Potentiale vom Flügel (Vorderkante n=2, Schwungfedern n=3) und vom Hals (n=1) waren bereits nach der DF-Läsion deutlich reduziert, dagegen lagen die vom Bein (n=3) und in zwei Fällen die vom Schwanz (n=3) noch unverändert vor, so daß die DLF-Läsion den Ausfall brachte.

Ebenso war in dem einzigen Experiment, bei dem nur der kontralaterale dorsale Quadrant durchtrennt wurde, das im Wulst registrierte, elektrisch evozierte, Feldpotential des kontralateralen Flügels nach der Läsion völlig verschwunden.

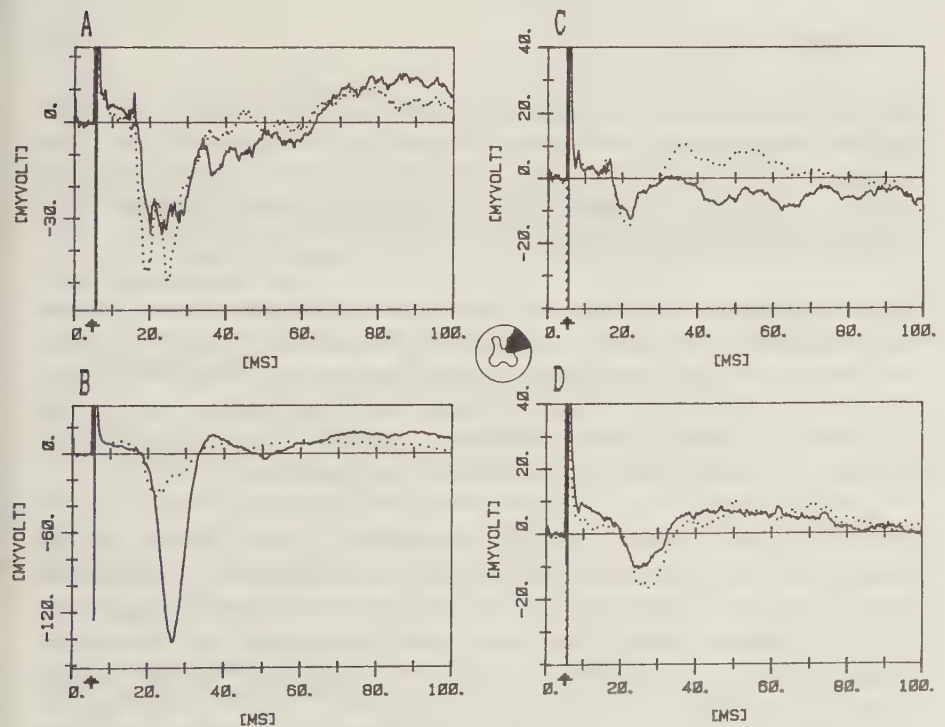


Abb. 40: Durch elektrische Reizung des kontralateralen Flügels (A), des kontralateralen Beines (B), des ipsilateralen Flügels (C) und ipsilateralen Beines (D) evozierte Feldpotentiale aus dem rostralen Wulst jeweils vor (—) und nach (.....) Läsion des kontralateralen DLF.

Der Versuch mit der alleinigen Läsion des rechten DLF brachte auf Zellebene ein ähnliches Ergebnis, wie bei den Feldpotentialen. Eine auf elektrische Reizung des kontralateralen Flügels folgende Zellantwort (11-23 ms) blieb fast unverändert, die des Beines (14-24 ms) war bis auf einen frühen Rest um 14-15 ms weg (Abb. 51A+B).

Genauso war auch die nach DF-Läsion noch vorhandene Zell-Antwort auf Luftstoß-Reizung des Beines (n=1) und der Schwanzfedern (n=1) nach zusätzlicher Läsion der DLFs verschwunden (Abb. 46A+B).

3.1.8.2.2. Caudales Gebiet

Feldpotentiale

Die Erweiterung einer bereits vollzogenen DF-Läsion auf die Bereiche der angrenzenden dorsolateralen Funiculi brachte in dem einzigen Experiment dieser Art keine Änderung der durch die Luftstoß-Reizung verschiedener kontralateraler Federbereiche evozierten Feldpotentiale.

Direkte Läsionen des kontralateralen dorsalen Quadranten hatten den gleichen Effekt wie eine Hinterstrang-Läsion. Ein Potential, welches durch die elektrische Reizung des kontralateralen Flügels produziert wurde (n=3), bekam einen deutliche Abbruch nach 15 ms und das vom kontralateralen Bein, ebenfalls bei elektrischer Reizung, wurde durch die Läsion ab 18 ms reduziert.

Die alleinige Durchtrennung des rechten DLF (n=1) zeigte an den durch elektrische Reizung evozierten Potentialen des kontralateralen Flügels und Beines und an dem des ipsilateralen Flügels so gut wie keine Wirkung, lediglich etwas größer war das kleine Potential, daß durch die Reizung des ipsilateralen Beines produziert wurde (Abb. 41A-D).

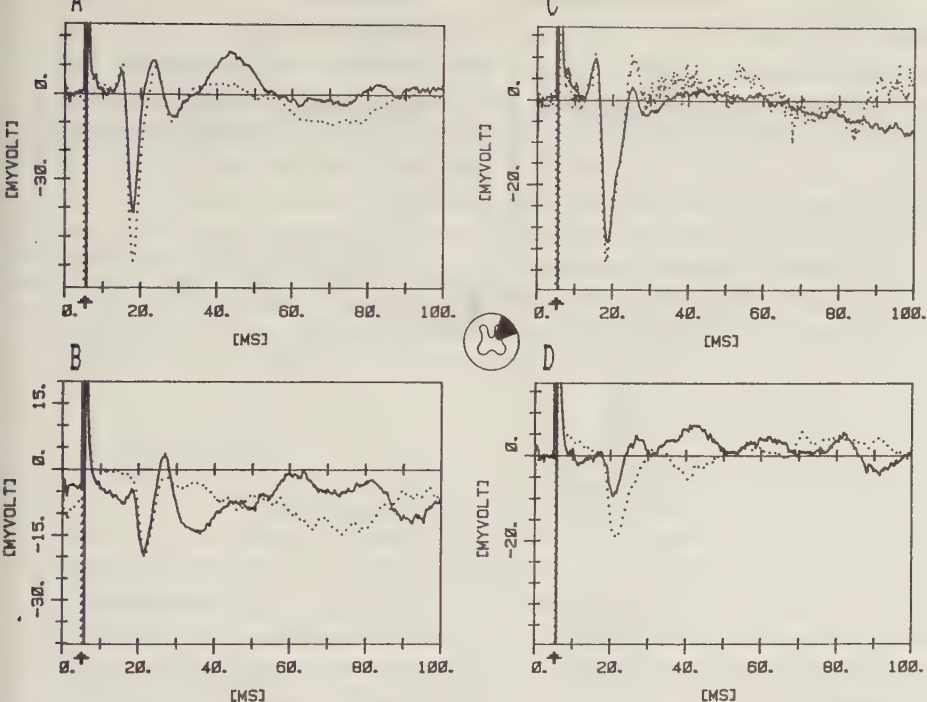


Abb. 41: Durch elektrische Reizung des kontralateralen Flügels (A), des kontralateralen Beines (B), des ipsilateralen Flügels (C) und ipsilateralen Beines (D) evozierte Feldpotentiale aus dem caudalen Gebiet jeweils vor (—) und nach (.....) Läsion des kontralateralen DLF.

Zellantworten

Die Läsion beider DLFs nach vorangegangener DF-Läsion führte in 3 Fällen bei elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels zu einer Abschwächung der Zellantworten in einem Bereich von ca. 8–13 ms, beim anderen Flügel, allerdings nur durch ein Experiment belegt, zu einer leichten Zunahme. Eine in einem weiteren Versuch durch Luftreizung des vorderen kontralateralen Flügels evozierte spätlatente Zellantwort von 15–18 ms blieb nach Läsion unverändert. Abbildung 48B zeigt eine Zellantwort, wie sie nach DF-Läsion noch besteht. Nach zusätzlicher Läsion des kontralateralen DLF ist dieser frühlatente Bereich deutlich verringert (48C) und nach Läsion des ipsilateralen DLF nochmals etwas der spätere Teil der Restantwort (48D).

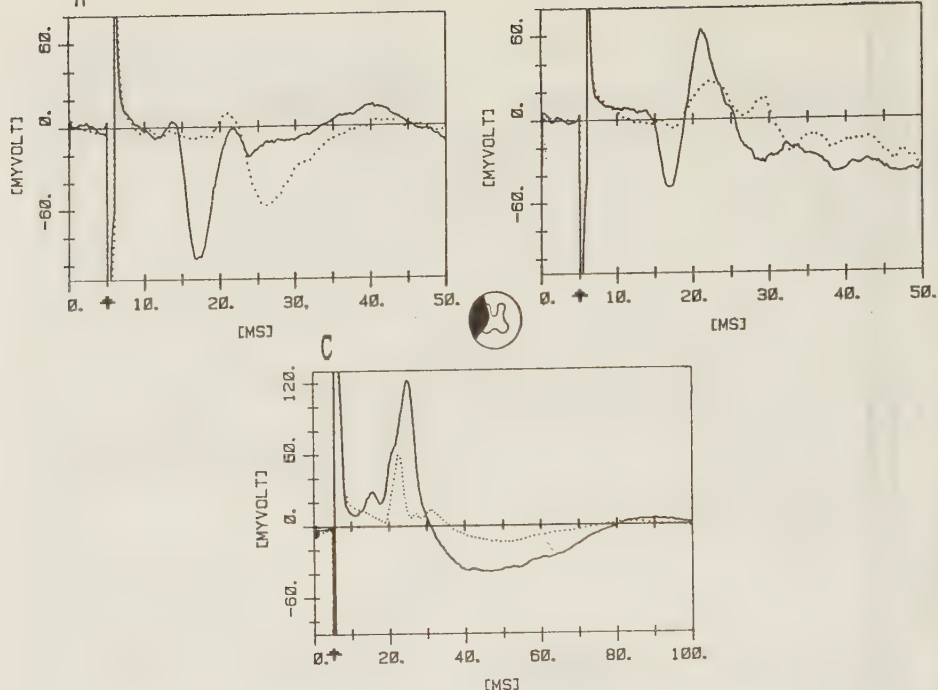


Abb. 42: Durch elektrische Reizung des kontralateralen Flügels (A-C) evozierte Feldpotentiale aus dem caudalen Gebiet jeweils vor (—) und nach (.....) Läsion des ipsilateralen LF.

3.1.8.3. LF - Läsion

Läsionen des ipsilateralen Seitenstrangs (lateral Funiculus, LF) wurden fünfmal durchgeführt, wovon eine nach DF-Läsion erfolgte. Die Ableitung von Feldpotentialen (n=4) und Zellantworten (n=2) fand nur im caudalen Vorderhirn statt.

Feldpotentiale

Die Läsion des ipsilateralen LF hatte zur Folge, daß am evozierten Potential des kontralateralen Flügels bei elektrischer Reizung bereits ab ca. 8 ms eine Verminderung des Potentials eintrat. Wie die Beispiele in den Abbildungen 42A und 42B zeigen, wurde vor allem die fruhe Komponente N1 davon betroffen. Sie war

in 2 Fällen vollständig weg, in einem Fall nur etwas vermindert und im vierten Experiment dieser Art sehr klein und nach Läsion noch vorhanden, dafür war die hier auftretende P1 Komponente nach Läsion verschwunden. Bei den beiden Beispielen von Abbildung 42 B+C blieb ein kleines Potential zwischen 14-21ms Latenzzeit übrig, in einem Bereich, der vorzugsweise bei DF-Läsion ausfällt. Im daran anschließenden Abschnitt (wahrscheinlich P3) traten ebenfalls Änderungen auf, teils war dieser Bereich größer, teils kleiner, und das sowohl bei positiver, wie auch bei negativer Polarität. Die langgezogene Nachschwingung schien ebenfalls verringert.

Zellantworten

Auch auf der Ebene von Zellregistrierungen ergab eine Läsion des ipsilateralen Seitenstrangs nur eine Reduzierung von sehr frühen Zellentladungen und von solchen, die nach dem mittleren Bereich folgten. Bei 2 Versuchen und stets elektrischer Reizung war in beiden Fällen (Abb. 50A und 52) die Zellantwort vom kontralateralen Flügel im Latenzzeitbereich von 7-9 ms sichtlich vermindert. Beim ebenfalls kontralateralen Bein (n=1) betraf dies den Bereich 9-13 ms und ab 21 ms (Abb. 53), und beim ipsilateralen Bein (n=1) war leicht der Bereich von 11 bis 14 ms verringert (Abb. 50B). Die Reizung des ipsilateralen Flügels (n=1) ergab eine spätlatente Zellantwort zwischen 18-19 ms, an der sich nach der Läsion nichts änderte.

3.1.8.4. DCN-Potentiale

Bei 6 der voran beschriebenen Versuche wurde unter akuten Bedingungen auch aus den Hinterstrang-Kernen (DCN = Dorsal column nuclei, oder GC-Komplex in Anlehnung an den Säuger) abgeleitet. Dies geschah in 5 Fällen vor und nach DF-Läsion und einmal nach Läsion des kontralateralen DLF. Abgeleitet wurde hier auf der rechten Seite und die elektrische Reizung erfolgte ipsilateral dazu.

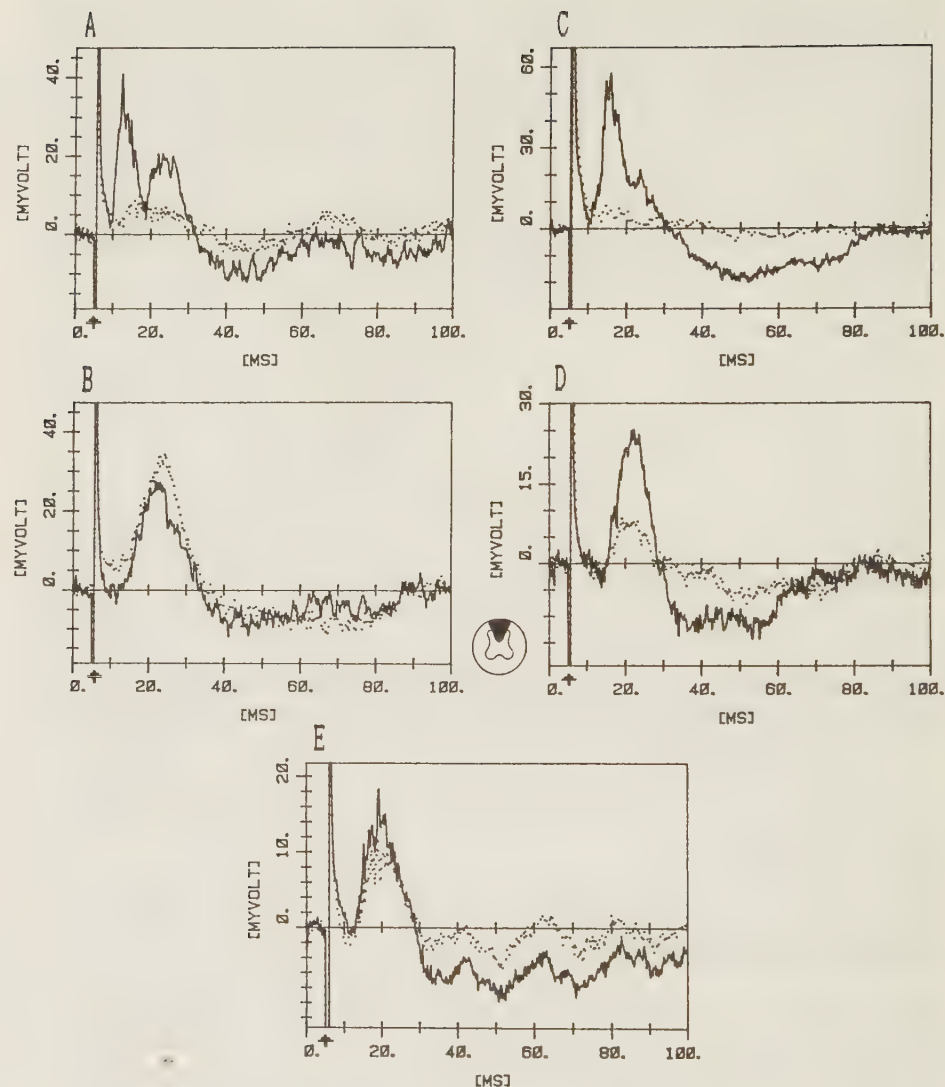


Abb. 43: Durch elektrische Reizung des ipsilateralen Flügels (A,C) und des ipsilateralen Beines (B,D,E) evozierte Feldpotentiale aus den Hinterstrang-Kernen jeweils vor (—) und nach (.....) DF-Läsion.

Während das Bein-Potential immer nur aus einem positiven Pik (8/17) mit einer schwachen negativen Nachschwingung bestand, hatte das des Flügels immer zwei positive Spitzen (5/8, 13/18), welche von einer deutlichen langgezogenen negativen Nachschwingung (25/40) gefolgt wurden (Abb. 43A-E, 44A+B).

3.1.8.4.1. DF-Läsion

Mit elektrischer Reizung wurden in je 4 Fällen Potentiale des ipsilateralen Flügels und Beines registriert. Die Potentiale des Flügels waren nach DF-Läsion ganz weg oder, wie in einem Fall noch sehr klein (Abb. 43A+C). Die Beinantwort war einmal unverändert, einmal etwas und zweimal gut um die Hälfte kleiner (Beispiele Abb. 43B+D+E).

3.1.8.4.2. DLF-Läsion

Durch die Läsion des rechten DLF wurde am Flügel-Potential nur die frühe, erste Spitze und die Nachschwingung um ca. die Hälfte reduziert, die zweite positive Komponente blieb beinahe unverändert (Abb. 44A). Das Bein-Potential war nach dieser Läsion völlig verschwunden (Abb. 44B).

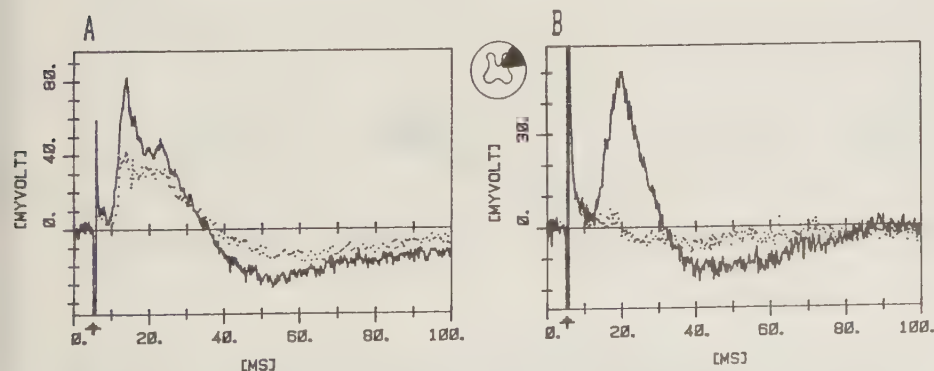


Abb. 44: Durch elektrische Reizung des ipsilateralen Flügels (A) und des ipsilateralen Beines (B) evozierte Feldpotentiale aus den Hinterstrang-Kernen jeweils vor (—) und nach (.....) Läsion des ipsilateralen DLF.

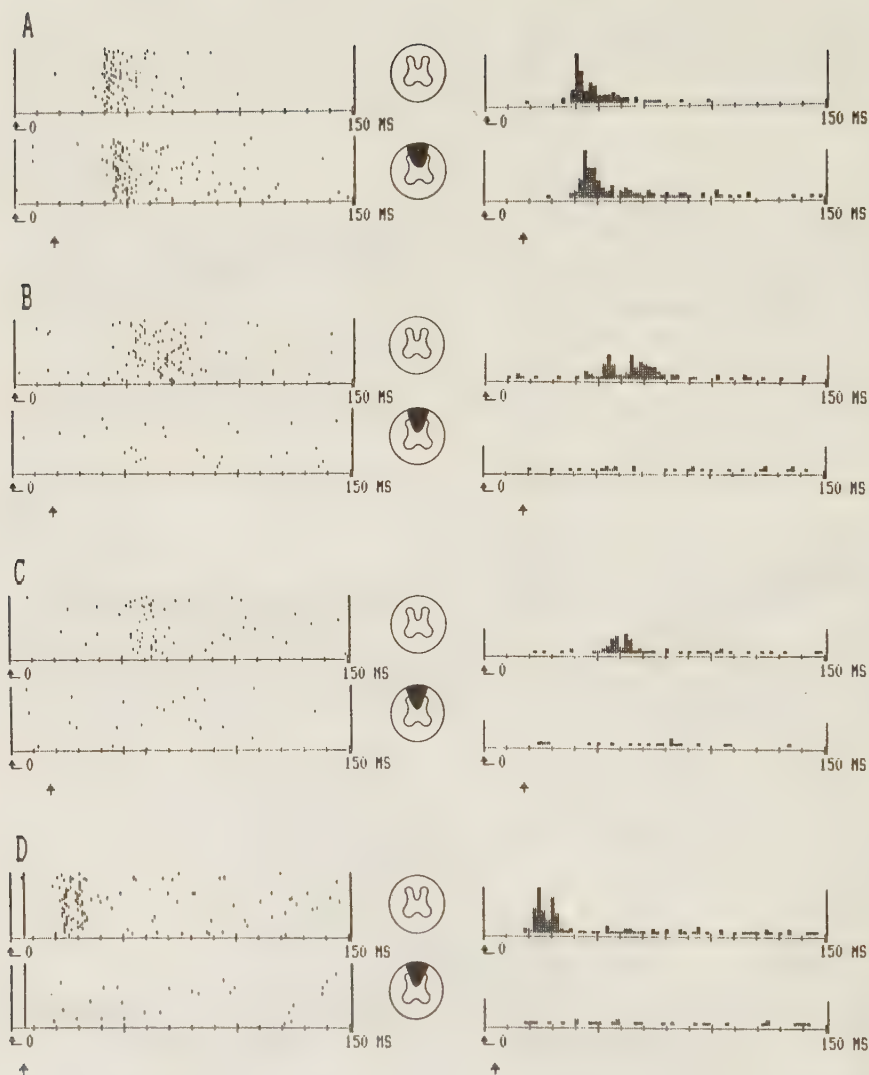


Abb. 45: Dot-Raster- und PST-Histogramm Darstellung von reizspezifischen Zellaktivitäten im rostralen Wulst jeweils vor und nach DF-Läsion. Luftstoß-Reizung auf der kontralateralen Körperseite von (A) Hals, (B) Flügel Vorderkante und (C) Schwungfedern, sowie (D) elektrische Reizung des kontralateralen Flügels.

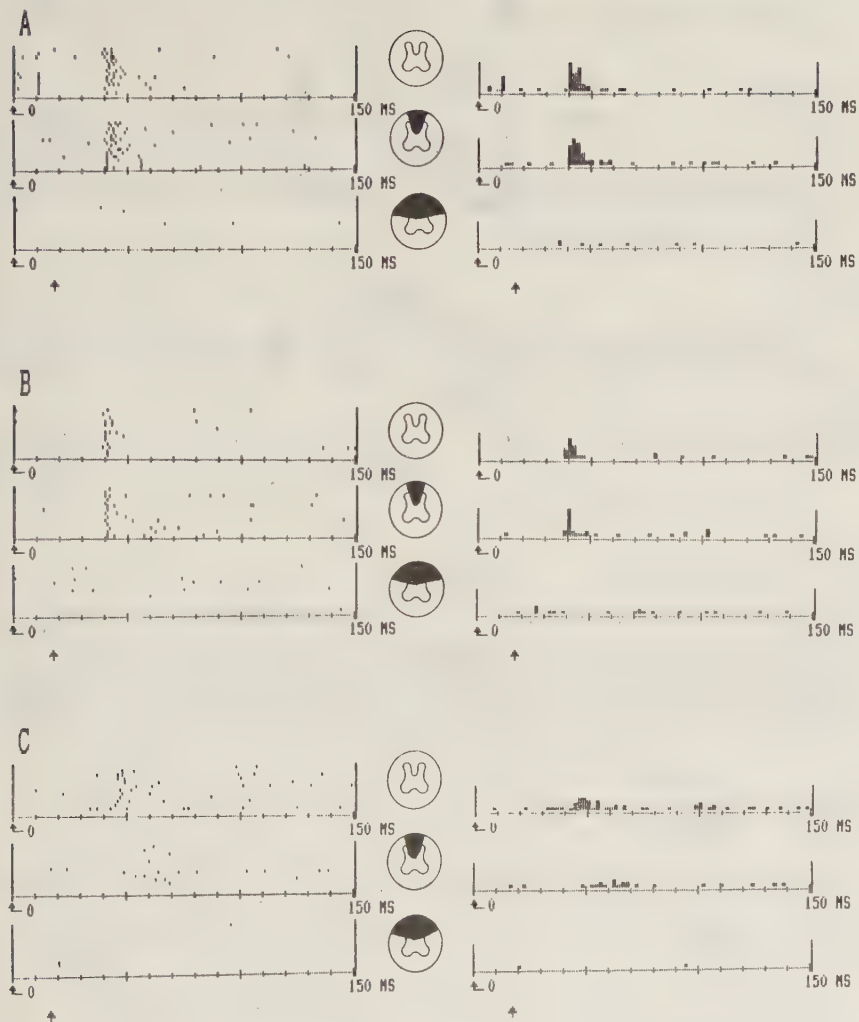


Abb. 46: Dot-Raster- und PST-Histogramm Darstellung von reizspezifischen Zellaktivitäten im rostralen Wulst jeweils vor Läsion, nach DF-Läsion und nach lateral erweiterter DF-Läsion (+ DLFs). Luftstoß-Reizung auf der kontralateralen Körperseite von (A) Bein/Bauch-Region, (B) Schwanzfedern und (C) Schwungfedern.

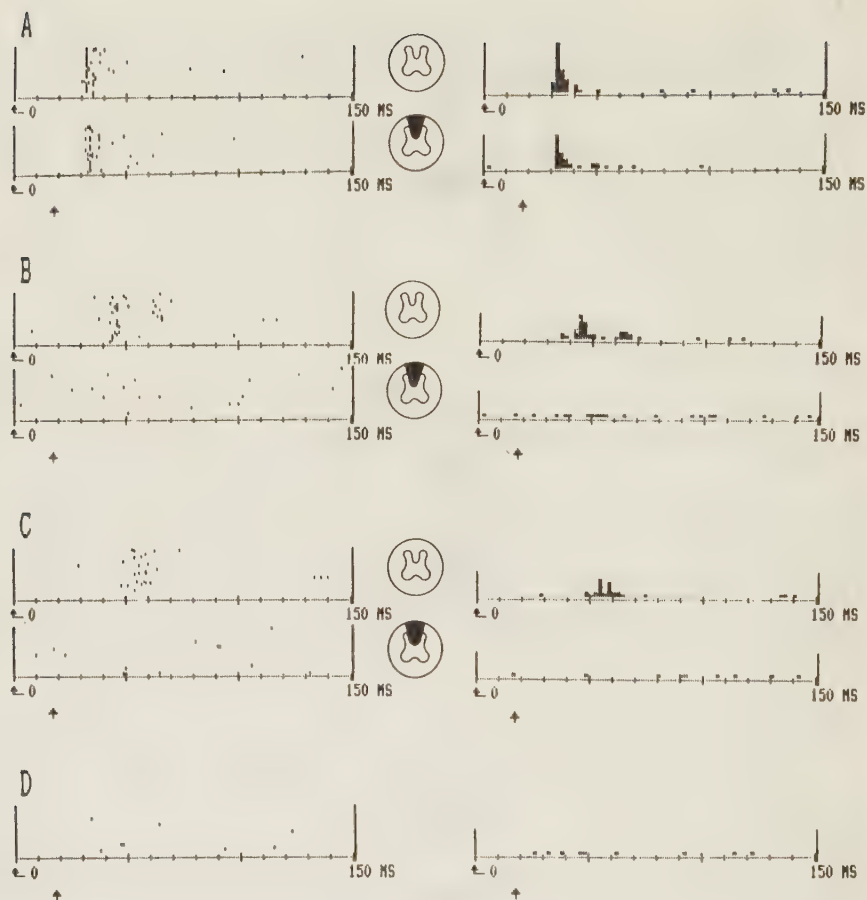


Abb. 47: Dot-Raster- und PST-Histogramm Darstellung von reizspezifischen Zellaktivitäten im caudalen NI jeweils vor und nach DF-Lasion (A - C). Luftstoß-Reizung auf der kontralateralen Körperseite von (A) Flügel Vorderkante, (B) Bein/Bauch-Region und (C) Schwungfedern. Zum Vergleich: Das alleinige Geräusch der Luftstoß-Reizung (D) hat keine Zellantwort zur Folge.

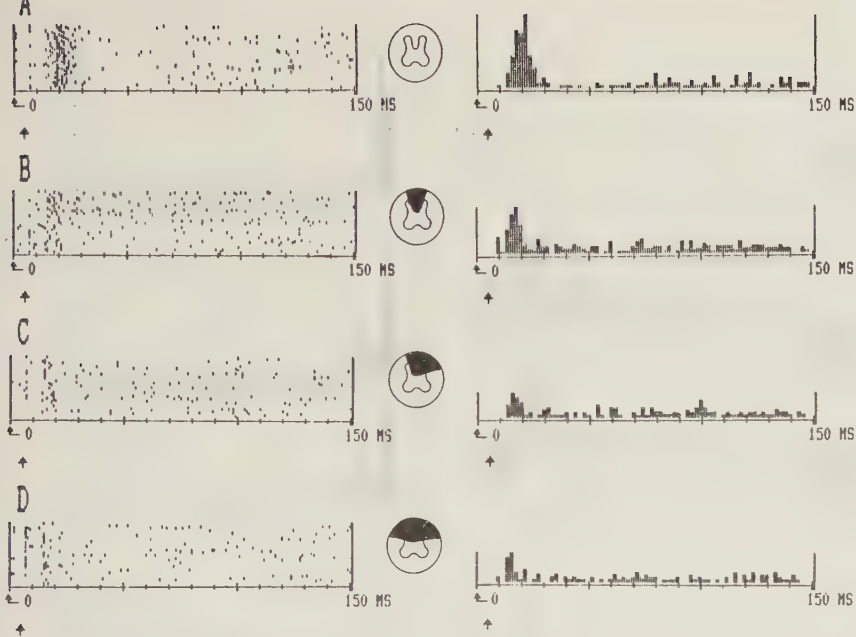


Abb. 48: Dot-Raster- und PST-Histogramm Darstellung von reizspezifischen Zellaktivitäten im caudalen NI jeweils bei elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels: (A) vor Läsion, (B) nach DF-Läsion, (C) nach zusätzlicher Läsion des kontralateralen DLF und (D) nach zusätzlicher Läsion des ipsilateralen DLF.

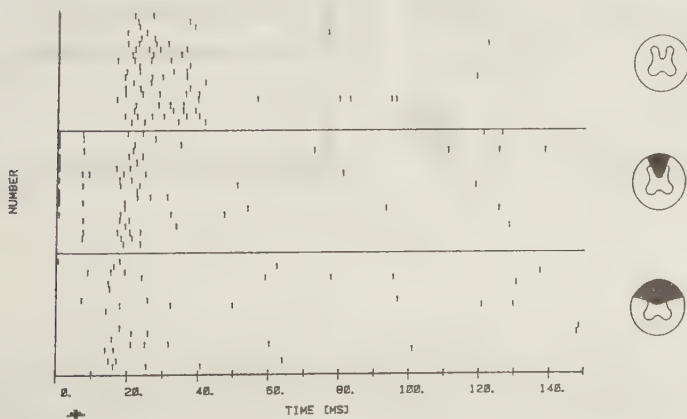


Abb. 49: Dot-Raster Darstellung einer reizspezifischen Zellantwort im NI/NC auf elektrische Reizung des ipsilateralen Flügels vor Läsion, nach DF-Läsion und nach lateraler erweiterter Läsion (+DLFs).

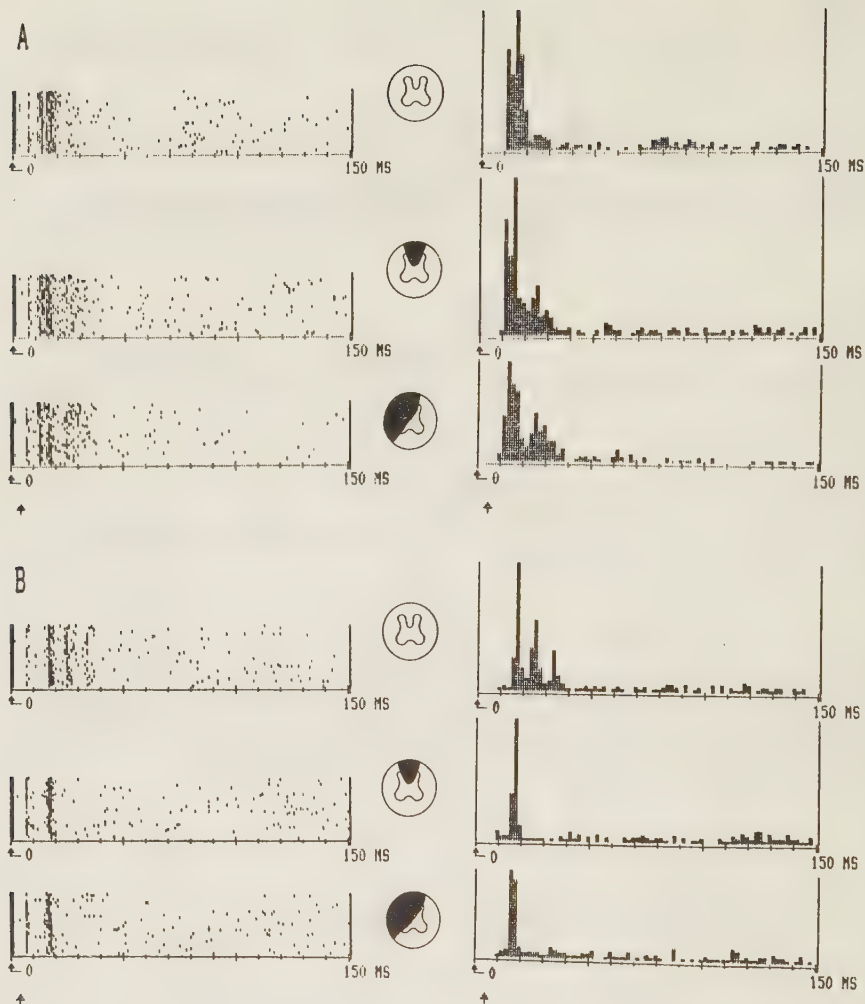


Abb. 50: Dot-Raster- und PST-Histogramm Darstellung von reizspezifischen Zellaktivitäten im caudalen NI jeweils vor Läsion, nach DF-Läsion und nach zusätzlicher Läsion des ipsilateralen Seitenstrangs. Elektrische Reizung (A) des kontralateralen Flügels und (B) des ipsilateralen Beines.

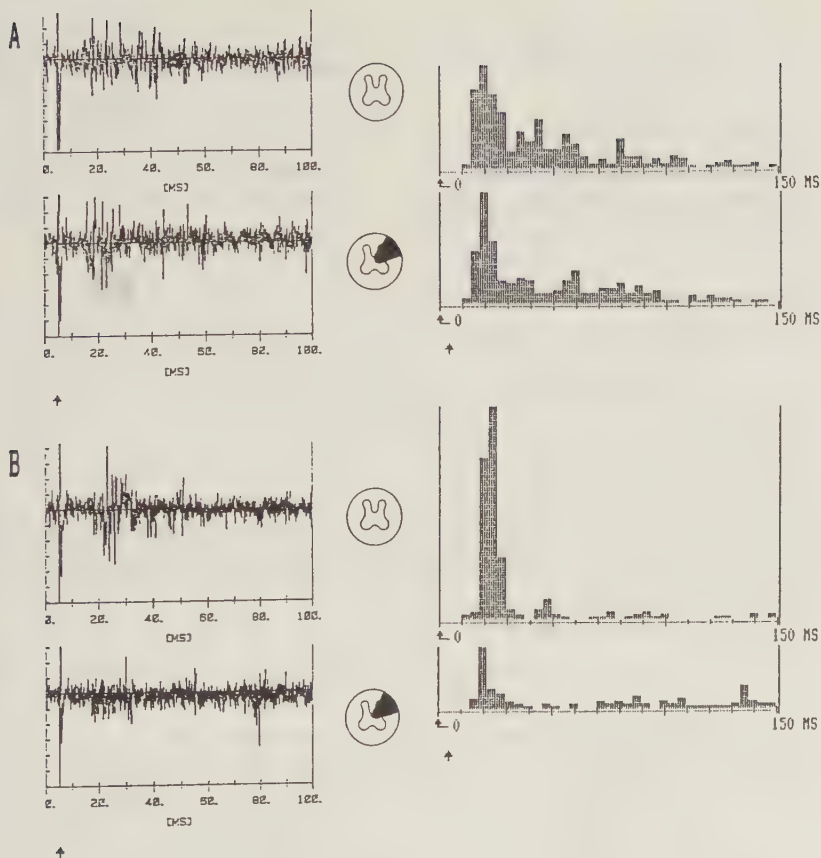


Abb. 51: Original Spikeregistrierung und PST-Histogramm Darstellung von reizspezifischen Zellantworten im rostralen Wulst jeweils vor und nach Läsion des kontralateralen DLF. Elektrische Reizung (A) des kontralateralen Flügels und (B) des kontralateralen Beines.

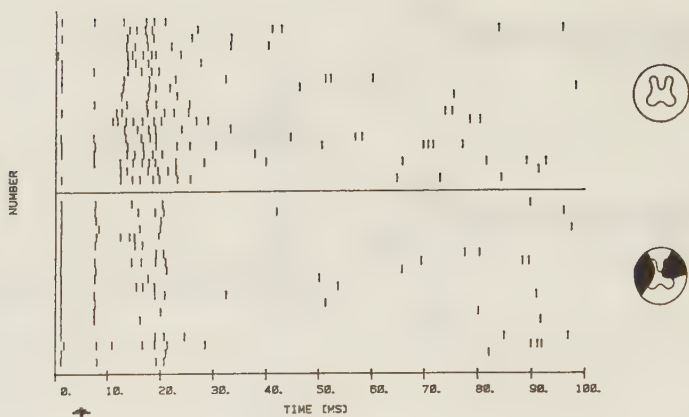


Abb. 52: Dot-Raster Darstellung einer reizspezifischen Zellantwort im NI/NC auf elektrische Reizung des kontralateralen Flügels vor Läsion und nach Läsion des ipsilateralen Seitenstrangs und kontralateralen DLFs.

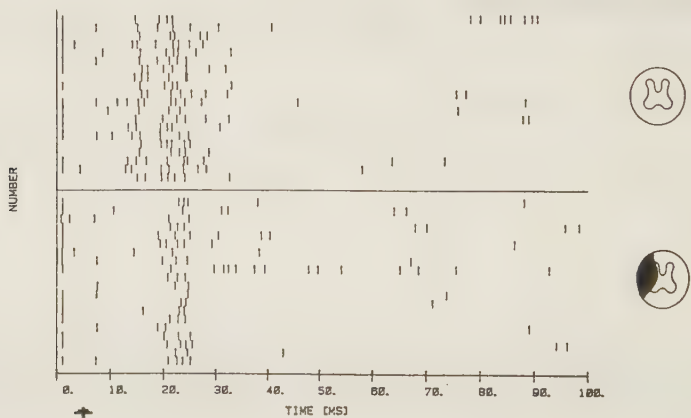


Abb. 53: Dot-Raster Darstellung einer reizspezifischen Zellantwort im NI/NC auf elektrische Reizung des kontralateralen Beines vor Läsion und nach Läsion des ipsilateralen Seitenstrangs.

3.1.8.5. Zusammenfassung (Abb. 54)

DF-Läsion:

- Eine Läsion des Hinterstrangs führte im Wulst zur Verringerung des elektrisch evozierten Feldpotentials des kontralateralen Flügels (Abb. 54, links oben).
- Das auf diese Weise ausgelöste Potential des kontralateralen Beines blieb fast unverändert erhalten (Abb. 54, mitte oben).
- Bei Luftstoß-Reizung waren die Potentiale des Flügels meistens nach Läsion verschwunden, das vom Hals teilweise verringert und die von Bein und Schwanz fast unverändert.
- Ebenso verhielten sich responsive Zellen. Nach Läsion waren die vom Flügel verschwunden, die vom Hals verringert und die von Bein und Schwanz noch vorhanden.
- An den komplexeren Feldpotentialen des caudalen Gebietes bewirkte eine DF-Läsion bei Flugel- wie Beinantwort eine Veränderung im mittleren Bereich, der der P2-Komponente gleichkommt und im Fall der elektrischen Reizung des kontralateralen Flügels in einem Latenzbereich von ca. 14-21 ms liegt. Frühere Anteile waren nie betroffen, die spätere Nachschwingung war meistens vermindert. In Abbildung 54 rechts oben sind diese Bereiche durch verschieden dichte Punktierung gekennzeichnet.
- An Zellantworten zeigte sich der gleiche Effekt. Kurzlatente Entladungen waren nie betroffen und die im mittleren Bereich von 14-21 ms bei elektrischer Reizung des kontralateralen Flügels waren nach Läsion meistens deutlich schwächer und manchmal etwas erhöht.
- In den Hinterstrang-Kernen war das Potential des hier ipsilateralen Flügels stark vermindert, das des Beines dagegen nur geringfügig.

DLF-Läsion:

- Eine Läsion des kontralateralen DLF eliminierte die kontralateral evozierte Beinantwort im Wulst fast vollständig, sowohl das Feldpotential, als auch die responsiver Zellen (Abb. 54 mitte oben).
- Im Gegensatz dazu war das Flügelpotential nicht vermindert (Abb. 54 links unten).

- Eine zusätzlich zur DF-Läsion gesetzte Läsion der DLFs unterband sämtliche evozierten Reaktionen.
- Im caudalen Telencephalon hatte eine Läsion der DLFs nur eine geringe Auswirkung. An den Feldpotentialen war kein deutlicher Effekt zu beobachten, aber bei Zellregistrierungen wurde der frühlatente Bereich vor 13 ms etwas abgeschwächt (Abb. 54 rechts mitte).
- Die Läsion eines DLF hatte in den Hinterstrang-Kernen der gleichen Seite den Ausfall des Beinpotentials zur Folge, das Potential des gleichseitigen Flügels war nur etwas verringert.

LF-Läsion:

- Die nur bei Ableitungen aus dem caudalen Gebiet durchgeführte Läsion des ipsilateralen Seitenstrangs führte zu einer deutlichen Reduzierung früher Potential-Komponenten und kurzlatenter Zellantworten zwischen ca. 6-9 ms Latenz. Spätere Bereiche waren oft auch verringert, jedoch wurde der mittlere Bereich, in den der DF-Input fällt, dabei ausgeklammert (Abb. 54 rechts unten).
- Insgesamt ergaben die Läsionen im Wulst deutlichere und besser definierbare Effekte an den Feldpotentialen und Zellantworten, als im caudalen Gebiet. Im letzteren hatten Läsionen bestimmter Bahnen immer nur kleine oder partielle Veränderungen zur Folge, und selbst nach Durchtrennen von DF, beider DLFs und des ipsilateralen LF waren immer noch Potentialreste und Zellantworten vorhanden.
- Während im caudalen Gebiet die Effekte an den evozierten Potential- und Zellantworten von Flügel und Bein bis auf wenige Ausnahmen gleich ausfielen, waren im rostralen Gebiet deutliche Unterschiede zwischen den beiden verschiedenen Extremitäten festzustellen.

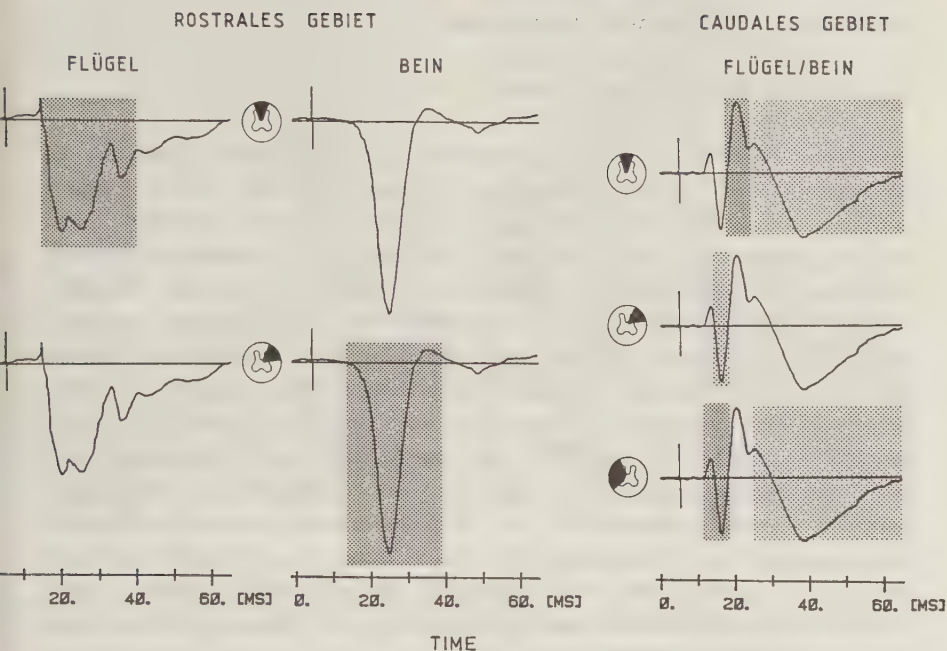


Abb. 54: Schematische Zusammenfassung der Läsionsergebnisse, dargestellt an typischen Feldpotentialen des vorderen und hinteren somatosensorischen Gebietes. Veränderungen an Potentialkomponenten und Zellantworten fanden im gleichen Latenzbereich statt und sind durch punktierte Bereiche gekennzeichnet. Dichte Punktierung - deutlicher Effekt, dünne Punktierung - schwächerer Effekt.

3.2. Anatomischer Teil

3.2.1. Ursprung aufsteigender Bahnen

3.2.1.1. Applikation Rückenmark

Um den Ursprung der lang aufwärts projizierenden Bahnen im Rückenmark der Taube zu ermitteln, wurden bei 21 Tieren Meerrettich-Peroxidase Applikationen im Rückenmark vorgenommen. Bei 17 Versuchstieren wurden zwecks elektrophysiologischer Untersuchungen Teile der weißen Substanz im oberen cervicalen Rückenmark durchtrennt, und in diese Läsionen kristallines HRP gegeben. Zusätzlich wurde im oberen thoracalen Bereich zweimal die weiße Substanz und zweimal die graue Substanz im Bereich des Hinterhorns mit HRP behandelt. Retrograd markierte Ursprungszellen der durchtrennten Axone wurden in der cervicalen und lumbalen Verdickung, sowie in den Spinalganglien in 40 μ m dicken, transversalen Schnitten ausgezählt. Die Zuordnung der markierten Neurone zu den einzelnen Bereichen der grauen Substanz erfolgte nach der von Leonard und Cohen ('75a) bei der Taube vorgenommenen Laminierung (Abb. 55), unter Beibehaltung der von Rexed ('52) bei der Katze getroffenen Nomenklatur.

Wie auch beim Säuger üblich, wurde die Zahl der markierten Neurone auf einen Millimeter Rückenmarkslänge umgerechnet. Bis auf wenige Ausnahmen wurde von anderen Autoren die Art der Berechnung nicht angegeben. Da bei der Auszählung der Zellen in einem 40 μ m Schnitt auch solche Zellen mit gezählt wurden, die angeschnitten zum Teil in benachbarten Schnitten lagen, und zudem die meisten Neurone einen Zellkörper von annähernd 40 μ m Durchmesser besaßen, wurde in dieser Arbeit bei der Berechnung eine effektive Schnittstärke von 80 μ m (40 μ m Schnitt + je 20 μ m rostral und caudal) zugrunde gelegt, um Doppelzählungen zu vermeiden. In diesem Fall brauchte dann auch nicht beachtet zu werden, ob direkt benachbarte Schnitte ausgezählt wurden, oder nur jeder 2. oder 3. in Folge.



Abb. 55: (A) Transversaler Schnitt (40 µm) durch die cervicale Verdickung bei Segment 12. Cresylechtviolett-Färbung. Kalibrierung 100 µm. (B) Hochkontrast-Belichtung des selben Schnittes mit Einteilung in cytoarchitektonisch verschiedene Zonen. C1C - Clarke'sche Säule, I-IX - Laminae. (aus Leonard und Cohen, '75a).

3.2.1.1.1. Laminärer Ursprung

A. Cervicale Verdickung

In der cervicalen Verdickung wurden die Ursprungszellen aufsteigender Bahnen in 17 Fällen untersucht. Wie aus Tabelle 3 zu ersehen, wurden die Experimente nach Lage und Größe des Behandlungsbereiches der weißen Substanz im oberen Halsmark (C4) in sechs Gruppen unterteilt. Weiterhin gibt diese Tabelle für jeden Versuch die Häufigkeit der in den verschiedenen Laminae markierten Zellen in ihrer Anzahl pro Millimeter Rückenmarkslänge an. In Ergänzung zur Tabelle zeigen die Häufigkeits-Histogramme in Abbildung 56 anschaulich die Verteilung der markierten Neurone für jede der 6 Versuchsgruppen, und Abbildung 57 zeigt die absolute Lage der markierten Neurone für vier verschiedene Experimente.

Die Grenzen der Laminae, wie sie von Leonard und Cohen ('75a) festgelegt wurden, sind teilweise etwas willkürlich und decken sich nicht immer genau mit den Grenzen markierter Zellgruppen. Vor allem die Clarke'sche Säule variierte in Größe und Lage, so daß bei der Zuordnung der Neurone zu den Laminae in den Tabellen auch deren Form und Größe berücksichtigt wurde.

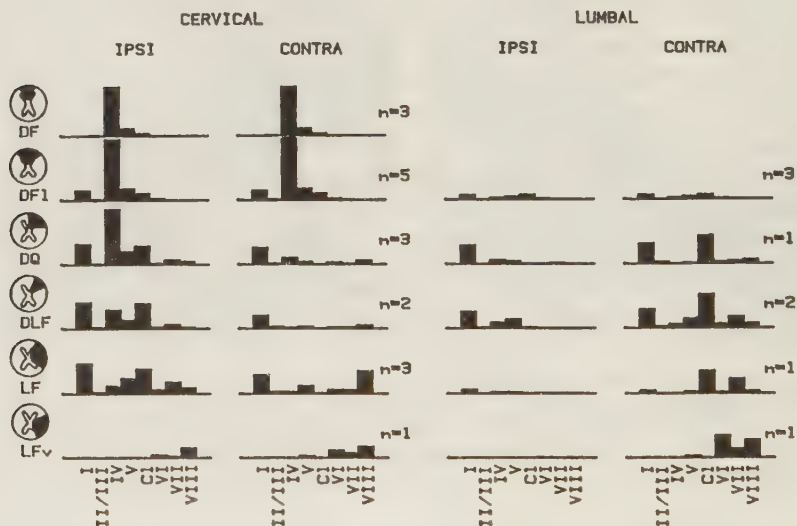


Abb. 56: Histogramme für die Häufigkeit und Verteilung der retrograd markierten Neurone in den verschiedenen Laminae der cervicalen und lumbalen Verdickung nach HRP-Behandlung unterschiedlicher Bereiche der weißen spinalen Substanz im oberen Cervicalbereich (siehe schematische Darstellung links). Jede Säule gibt die mittlere Anzahl der markierten Neurone für einen Millimeter Rückenmarkslänge für jede Lamina an (nach Tabelle 3 und 4). Römische Zahlen an der Basis = Laminae; n = Zahl der Experimente. Die größte Säule (siehe DF1-Experiment) entspricht 66 Zellen/mm.

Insgesamt lag der größte Teil der markierten Zellen im Bereich des Hinterhorns und projizierte in die dorsale Hälfte der weißen Substanz. Ein kleinerer Teil, mit Neuronen der Laminae VI bis VIII, projizierte in die ventralen Bereiche des lateralen Funiculus. Der ventrale Funiculus wurde aus technischen Gründen nicht behandelt und bleibt daher bei den weiteren Betrachtungen ausspart.

Tabelle 3: Anzahl markierter Zellen/mm Rückenmarkslänge in der cervicalen Verdickung nach HRP-Applikation bei C4.

Nr. Exp.	HRP Lok.	Laminae I	II+III	IV	V	CI	VI	VII	VIII	Zellen Total	Anzahl Schnitte
		i / k	i / k	i / k	i / k	i / k	i / k	i / k	i / k		
1	DF/2	0	0	20.5/2	2.6/0	2.6/0	0	0	0	74	33
2	DF	0.4	1.7	52.5	3.7	0	0	0	0	400	86
3	DF	0	0.6	61.2	15.5	2.5	0.4	0	0	373	58
Mittel	§	0.1	0.8	53	8	2.5	0.1	0	0		
(%)		(0.1)	(1.2)	(83)	(12.5)	(4)	(0.1)	(0)	(0)		
4	DF1	0.4	0	67	8	6	1.8	0	0	693	102
5	DF1	13	1	62.5	16.2	3.7	1	0	0	683	88
6	DF1	10	0	63	13	12	1.7	0	0	730	91
7	DF1	0.6	0	45	7.2	2.8	0.7	0	0	464	102
8	DF1	25	2.9	91.2	18.4	10	2.9	0.9	1	1011	83
Mittel		10	0.8	66	12.5	7	1.6	0.2	0.2		
(%)		(10)	(0.8)	(67)	(13)	(7)	(1.6)	(0.2)	(0.2)		
9	DQ	6/10	1	32/5	12/1	16/0	0	0	0	497	74
10	DQ	15/8	1	16/1.6	4/1	7.5/0	1	5/1	5/1	372	63
11	DQ	13/10	0/1	43/4	5.5/2	6/0	1.5/2.4	2.4/0	0/5	441	57
Mittel		11/9	1	30/3.5	7/1.3	10/0	0.7/1	2.5/0.3	1.6/2		
(%)		(13/10)	(1)	(35/4)	(8/1.5)	(12/0)	(0.8/1)	(3/0.3)	(2/2)		
12	DLF	15/7	1	11/0	4/1	10/0	1	1	1	328	80
13	DLF	14/7	1/1.5	9/1	5/1	17/0	1/1	4/1	0/3	433	84
Mittel		14/7	0.7/1	10/0.5	4.5/1	13.5/0	0.7/0.7	2/0.7	0.5/1.7		
(%)		(24/12)	(1/1.7)	(17/1)	(7/1.7)	(24/0)	(1/1)	(3.5/1)	(1/3)		
14	LF	12/7.4	0	5/0.3	5.3/1.5	9.5/0	2/1.7	6/0.1	1/8	470	95
15	LF	20/12	2/1	4/1	12/4	19/0	3/2	9/3	7/17	627	59
16	LF	17/10	0/2	3/1.5	6/6	11/1	1/3	4/4	2/11	445	59
Mittel		16/10	0.7/1	4/1	8/4	13/0.3	2/2	6/2	3/12		
(%)		(17/10)	(0.7/1)	(4/1)	(8/4)	(13/0.3)	(2/2)	(6/2)	(3/12)		
17	LFv	0	0	0/0.1	0/1	0	1.5/4	0.8/2.6	5.3/6	154	89

HRP-Behandlung von :

DF : Dorsaler Funiculus,

DF1 : DF und der dorsomediale Teil des dorsolateralen Funiculus (DLF),

DQ : ein dorsaler Quadrant (DF + DLF einer Seite),

DLF : ein DLF,

LF : ein ganzer lateraler Funiculus,

LFv : ventraler Teil eines LF.

Die Mittelwerte sind auch als prozentualer Anteil aller markierter Zellen

eines Experimentes angegeben.

Bei einseitiger HRP-Behandlung wird zwischen ipsilateral (i) und kontralateral (k)

markierten Zellen unterschieden.

§ Die Werte von DF/2 gehen verdoppelt in die Mittelung ein.

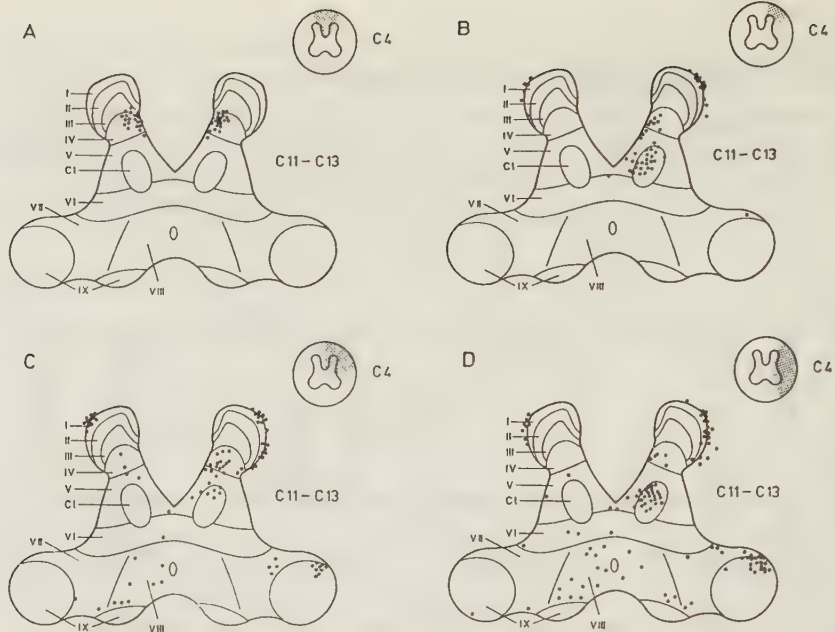


Abb. 57: Schematische Repräsentation der Lokalisationen markierter Zellkörper in der cervicalen Verdickung nach HRP-Behandlung verschiedener Bereiche der spinalen weißen Substanz bei C4. Behandlung (A) der dorsalen Funiculi, (B) des dorsalen Bereichs eines lateralen Funiculus (LF), (C) eines dorsalen Quadranten und (D) eines ganzen LF. Die Punkte repräsentieren einzelne Neurone in 14 aufeinander folgenden 40 µm dicken Schnitten in A, 20 Schnitten in B, 13 in C und 9 in D.

Nach HRP-Behandlung der dorsalen Funiculi (DF) lagen bis zu 90% der markierten Neurone in der Lamina IV (Abb. 57A), und, wie eine einseitige Behandlung des DF zeigt, generell ipsilateral (DF/2 unter Nr.1 und DQ in Nr.9-11, Tabelle 3). Die wenigen kontralateral angefärbten Zellen könnten durch Verletzung gleichseitiger Fasern im DF hervorgerufen sein. Bei Erweiterung der Läsion auf Bereiche lateral vom DF, bzw. ganz dorsal in die dorsolateralen Funiculi (DLF), stieg die Zahl der in Lamina IV markierten Zellen noch etwas an, so daß anzunehmen ist, daß ein Teil der Lamina IV Neurone in eine Bahn lateral vom Hinterstrang projiziert (DF1-Experimente). Sowohl nach DF, als auch nach DF1 Läsion und HRP-Behandlung, waren auch in Lamina V und in der Clarke'schen Säule (Cl) ipsilateral gelegen wenige retrograde Markierungen, in Lamina I allerdings nur bei DF1 Experimenten.

Die Behandlung eines dorsalen Quadranten, bestehend aus einseitigem DF und anliegendem DLF, führte im Vergleich zum vorherigen Fall zu einem Ansteigen der Anzahl markierter Zellen in Lamina I und C1 (DQ in Tabelle 3; Abb. 57C) und zusätzlich zu wenigen Neuronen im Vorderhorn (Lam. VI-VIII). Wiederum waren hier die meisten ipsilateral, lediglich in Lamina I lagen viele auch kontralateral.

Eine alleinige Behandlung des DLF mit HRP ergab für die Lamina I Neurone mit einem Verhältnis von ipsilateral zu kontralateral markierten Zellen von ca. 2:1 das gleiche Resultat, wie im Fall einer DQ-Behandlung. Die Zahl der Lamina IV Neurone war hier deutlich reduziert, während die Anzahl der Clarke'schen Neurone gegenüber dem DQ-Experiment eher etwas größer war und wie vorher streng auf die ipsilaterale Seite beschränkt war (Abb. 57B).

Die Behandlung eines ganzen lateralen Funiculus (LF) änderte im Vergleich zu vorherigen Fall an der Verteilung im Hinterhorn wenig, lediglich nahm die Zahl der markierten Zellen in Lamina I und V ein wenig zu. Deutlich häufiger waren nun markierte Neurone im Vorderhorn (Abb. 57D), die in Lamina VII gewöhnlich ipsilateral, die in Lamina VIII dagegen überwiegend kontralateral. Bei einem Versuch wurde der DLF ausgespart und nur der ventrale Teil des LF (LFv) behandelt. In diesem Fall waren nur noch sehr wenige Markierungen im Hinterhorn zu finden.

Lumbale Verdickung

Für den lumbalen Bereich wurde der Ursprung der aufsteigenden Bahnen in 12 Experimenten untersucht, wovon 8 die selben wie im Fall der cervicalen Verdickung waren (gleiche Versuchsnummer in Tabelle 3 und 4), und die Behandlungsstelle im oberen Cervicalbereich lag (C4). In vier weiteren Experimenten wurde das HRP im oberen thoracalen Bereich (Th1/2) appliziert, entweder als Injektion in die graue Substanz (DH) oder in Läsionen der weißen Substanz (DQ; Tabelle 4). Für die lumbale Verdickung sind in Tabelle 4 ebenfalls für jedes Experiment die markierten Zellen für einen Millimeter Rückenmarkslänge angegeben und in Abbildung 56 gruppenweise in Form von Histogrammen dargestellt. Abbildung 58 zeigt

die genauen Zell-Lokalitäten von vier verschiedenen Versuchen. Zusammengenommen war in der lumbalen Verdickung die Zahl der markierten Neurone wesentlich kleiner als in der cervicalen.

Tabelle 4: Anzahl markierter Zellen/mm Rückenmarkslänge in der lumbalen Verdickung nach HRP-Applikation bei C4 oder Th1-Th2.

Nr. Exp.	HRP Lok.	Laminae I	II+III	IV	V	C1	VI	VII	VIII	Zellen Total	Anzahl Schnitte
	C4	i / k	i / k	i / k	i / k	i / k	i / k	i / k	i / k		
4	DF1	1.6	0	0.2	1.3	3	1.6	0.3	0.5	53	78
6	DF1	8.5	0.5	4.2	5.8	9.8	1	1	0	117	47
7	DF1	4	0	0	1.6	1.5	0	0	0.5	46	75
Mittel (%)		4.7 (30)	0.2 (1.3)	1.5 (10)	3 (19)	4.8 (31)	0.9 (6)	0.4 (2.5)	0.3 (2)		
11	DQ	10/11	0/1	2/0	1.4/0.5	0/15	0/1	0.5/1.4	0/2	97	26
12	DLF	10/8.5	0/2	2.6/2.3	6/5.7	0/18	0/3	0/5.7	0/3	234	44
13	DLF	8/12	1/0.2	3.4/2	3.4/4	1/19	0/1.4	0/6.4	0.2/2	282	55
Mittel (%)		9/10 (14/15)	0.5/1 (0.7/1.5)	3/2.1 (4.6/3)	4.7/5 (7/8)	0.5/18 (0.7/28)	0/2.2 (0/3.4)	0/6 (0/9)	0.1/2.5 (0.1/4)		
14	LF	2/1.5	0	0.7/0.1	0.7/1	0/12	0.3/0.7	0.3/7.6	0.3/1.2	203	90
17	LFv	0	0	0	0/1	0	0.3/12	0/5	0.3/9.5	111	50
Th1/2											
18	DQ	13/10	0.3/0.3	26/1	13/2.5	0/4.8	1.3/4	0.5/2.3	0.3/5.8	343	50
19	DQ	13/11	0	16/7.4	4.2/6.8	0.2/8.4	1/4	2.5/4.7	3.2/10	545	74
Mittel (%)		13/10 (14/11)	0.1/0.1 (0.1/0.1)	21/4.2 (23/5)	8.6/4.6 (9/5)	0.1/6.6 (0.1/7)	1.1/4 (1/4)	1.5/3.5 (1.5/4)	1.7/8 (2/9)		
20	DH	3.6/2	0/0.3	1.5/0.5	1.3/2.8	1/12	0.5/7	0.3/3.3	0.8/18	217	49
21	DH	16/11	3.7/0.5	4.3/0.3	3.4/1.8	1/3.2	2.7/4.3	1/1.8	6.2/8	390	70
Mittel (%)		10/6.5 (16/10)	2/0.4 (3/0.6)	3/0.4 (5/0.6)	2.4/2.3 (4/3.7)	1/7.6 (2/12)	1.1/5.6 (2/9)	0.6/2.5 (1/4)	3.5/13 (5.6/21)		

Abkürzungen siehe auch Tabelle 3. DH : Injektion ins Hinterhorn.
Nr. 4 - 17 : Behandlung cervical (C4), Nr. 18 - 21 Behandlung thoracal (Th1/2).

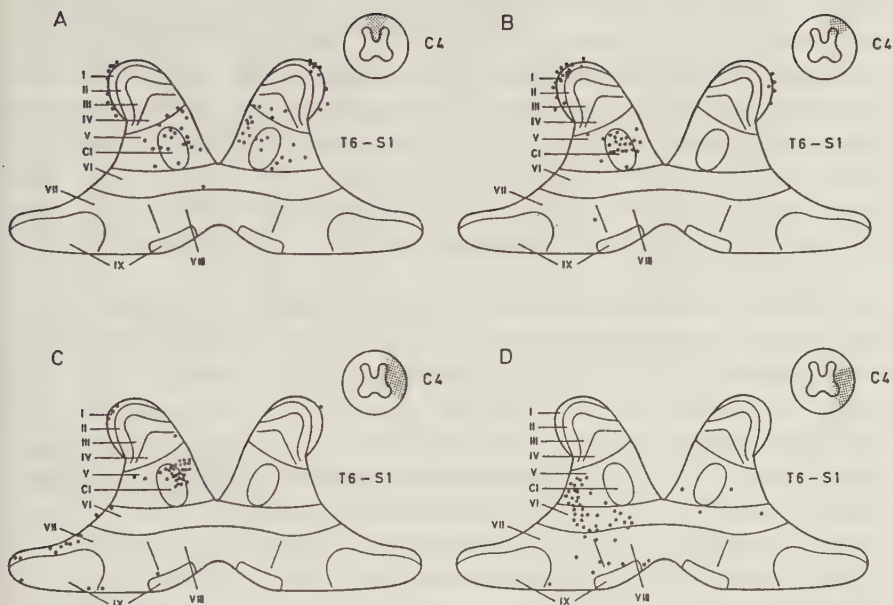


Abb. 58: Analog zu Abb. 57 die Lokalisationen markierter Zellkörper im Bereich der lumbalen Verdickung. Behandlung (A) der dorsalen Funiculi (n=24), (B) des dorsalen Bereichs eines lateralen Funiculus (n=11), (C) eines dorsalen Quadranten (n=28) und (D) eines LF ohne den dorsalen Bereich (n=25).

Im Gegensatz zur cervicalen Verdickung waren nur sehr wenige Lamina IV und V Neurone retrograd markiert, wenn der DF, DLF oder DQ bei C4 mit HRP behandelt wurde (Abb. 58A,B). Wurde dagegen ein dorsaler Quadrant im thoracalen Bereich behandelt, so waren deutlich mehr Zellen in diesen Laminae markiert (Tabelle 4). Die meisten dieser Zellen lagen ipsilateral. Wurde im gleichen Rückenmarksabschnitt anstatt der Bahnen die graue Substanz mit HRP behandelt, so waren wieder deutlich weniger Lamina IV und V Zellen gefärbt, ein Hinweis darauf, daß die Axone dieser Zellen nicht gänzlich in diesem Bereich, sondern möglicherweise weiter rostral in der Region der cervicalen Verdickung enden.

Die Neurone der Clarke'schen Säule waren am häufigsten dann vertreten, wenn der dorsale Bereich des lateralen Funiculus bei C4 dem HRP zugänglich gemacht wurde (Abb. 58B,C), und waren nicht vorhanden, wenn dieser Bereich ausgespart wurde (Abb. 58D). Im Gegensatz zur cervicalen Verdickung lagen sie stets kontralateral zum Behandlungsort. Ihre Anzahl war geringer im Fall der thoracalen DG-Behandlung, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß die Axone dieser Zellen in diesem Rückenmarksabschnitt noch weiter ventral laufen (Kühn und Trendelenburg, '11; van den Akker, '70).

Die Verteilung und Projektion der Lamina I Neurone zeigte sich in der lumbalen Verdickung ähnlich wie im cervicalen Gegenstück. Sie projizierten zu fast gleichen Teilen bilateral (Tabelle 4) und waren zahlenmäßig am stärksten vertreten, wenn die dorsalsten Anteile des lateralen Funiculus im Bereich der HRP-Behandlung lagen (Abb. 58A,B). Da bei thoracaler DG-Behandlung ihre Zahl noch etwas größer war und bei Hinterhorn-Injektion im gleichen Abschnitt ebenfalls einige markiert waren, scheinen diese Lamina I Zellen ebenfalls nicht alle bis über das obere Halsmark hinaus zu projizieren.

Die in den Laminae VI-VIII des Vorderhorns gefundenen markierten Zellen lagen überwiegend kontralateral und waren am häufigsten, wenn der ventrale Teil des LF dem HRP ausgesetzt wurde (Abb. 58D).

Die geringere Gesamtzahl markierter Neurone in der lumbalen grauen Substanz scheint wesentlich durch das Fehlen der Lamina IV Neurone begründet zu sein, da die Neurone der übrigen Laminae zahlenmäßig ähnlich stark vertreten waren, wie in der cervicalen Verdickung.

3.2.1.1.2. Ganglionzellen der dorsalen Spinalwurzeln

Wenn die HRP-Behandlungsstelle die dorsalen Funiculi mit einschloß, waren in jedem Fall auch in den Spinalganglien der cervicalen und lumbalen Segmente markierte Zellkörper zu finden. In den lumbalen Ganglien war deren Anzahl jedoch im Vergleich zu den cervicalen deutlich geringer (Tabelle 5).

Tabelle 5: Anzahl markierter Lamina IV und Ganglionzellen pro Segment.

Nr. Exp.	HRP Lok.	Anzahl Ganglion - Zellen	Anzahl Schnitte	Zellen/ Ganglion (G)	Anzahl L IV - Zellen	Anzahl Schnitte	Zellen/ Seg (L IV)	Verhältnis G : L IV
Cervicale Verdickung								
2	DF	419	46	113.7	360	86	210	1 : 2
3	DF	247	34	91.2	285	58	245	1 : 2.7
4	DF1	1158	67	216.0	557	102	268	1 : 1.2
5	DF1	662	46	180.0	437	98	250	1 : 1.4
6	DF1	567	56	126.2	461	91	253	1 : 2
7	DF1	865	64	169.0	370	102	181	1 : 1
8	DF1	1367	38	450.0	605	83	364	1 : 0.8
Lumbale Verdickung								
4	DF1	182	79	29	1	78	0.2	
7	DF1	68	41	21	0	75	0	
21	DH	1	37	0.3	24	70	17	

Abkürzungen siehe auch Tabelle 3. Für die Kalkulation der Zellen / Ganglion und Zellen / Seg (Segment) siehe Text.

Waren die DF-Behandlungen etwas lateral erweitert (DF1), so war die Zahl der cervical markierten Ganglienzellen am größten, bei HRP-Gabe in die Bahnen des DLF oder des ganzen lateralen Funiculus waren dagegen keine Somata in den Spinalganglien markiert.

Die geschilderten Markierungsergebnisse haben gezeigt, daß in die dorsalen Funiculi sowohl primäre Afferenzen als auch sekundäre Axone, ausgehend von Hinterhornneuronen, ihren Weg zum Hirnstamm nehmen. Um ähnlich wie für den Säuger (Giesler et al. '84) einen quantitativen Vergleich der primären und sekundären Projektion zu bekommen, wurde in Tabelle 5 die Zahl der, in den Ganglien markierten, Neurone der der Lamina IV Neurone pro Segment gegenübergestellt. Die Anzahl der Ganglienzellen und der Lamina IV Neurone für ein Spinalsegment wurde aus der Zellzahl pro Millimeter Rückenmarkslänge gewonnen, wobei für die Ganglien eine Länge von 1 mm und für ein Rückenmarkssegment eine Länge von 4 mm zugrunde gelegt wurde. Aus dem Verhältnis von Ganglienzellen zu Lamina IV Neuronen (G : LIV) in Tabelle 5 wird deutlich, daß ausgehend von der cervicalen Verdickung die sekundären Fasern im DF bzw. DF1 einen Anteil von mindestens 50% ausmachen. Für den Lumbalbereich

erübrigte sich ein solcher Vergleich, da bei cervicaler Applikation fast keine Lamina IV Neurone markiert waren.

In einem Experiment wurde das HRP im thoracalen Bereich ins Hinterhorn injiziert, um festzustellen, ob hierhin primäre Afferenzen aus dem Lumbalbereich projizieren, wie es beim Säuger für die Clarke'sche Säule der Fall ist. Wie aus Tabelle 5 unter der Bezeichnung DH (Experiment 21) zu ersehen ist, wurde lediglich ein markierter Zellkörper in den Ganglien gefunden und es ist anzunehmen, daß eine solche Projektion nicht existiert.

3.2.1.1.3. Morphologie und Lokalisation der Ursprungszellen

Die Ursprungszellen der aufsteigenden Bahnen waren von unterschiedlicher Form und Größe, je nachdem welcher Lamina sie angehörten. Alle retrograd markierten Neurone waren relativ groß, differierten aber deutlich in ihrem äußeren Erscheinungsbild und in der Anzahl der Dendriten. Die nachfolgende Beschreibung der verschiedenen Zelltypen bezieht sich nur auf deren Lage im transversal geschnittenen Präparat. Bei den Größenangaben der Zellkörper wurde eine durch histologische bzw. histochemische Behandlung bedingte Schrumpfung nicht berücksichtigt, da nicht bekannt.

Die Lamina I Zellen fanden sich am häufigsten in der dorsolateralen Ecke des Hinterhorns und von da aus ventral an der lateralen Grenze von Lamina I bis hinab nach Lamina IV und V (Abb. 59A). Ihr Zellkörper war flach und im Querschnitt spindelförmig mit wenigen langen, kräftigen Dendriten, die meistens an der Grenze des Hinterhornkopfes entlang verliefen oder vereinzelt auch in die Tiefe der Laminae II und III vordrangen (Abb. 60A). Gelegentlich fand sich das Soma dieses Neuronentyps auch inmitten dieser Laminae, wo es sich bei seiner Größe von $40 \times 15 \mu\text{m}$ jedoch deutlich von den hier sonst wesentlich kleineren ($10 \times 10 \mu\text{m}$) Zellen unterschied.

Die in den Hinterstrang projizierenden Lamina IV Neurone konzentrierten sich auf den medialen Bereich dieser Lamina (Abb. 59B). Bei DLF-Behandlung waren sie häufiger auch im lateralen Teil zu finden. Typisch für diese Zellgruppe war ein multipolarer Zell-

körper mit mehreren großen Dendriten (Abb. 60B), die sich hauptsächlich im medialen Abschnitt nach dorsal und ventral orientierten. Gleichartige Neurone mit einer Größe von ca. $35 \times 25 \mu\text{m}$ fanden sich auch weiter ventral im medialsten Teil der Lamina V.

Insgesamt waren die meisten Zellen der Laminae V bis VIII ähnlich denen der Lamina IV, multipolar und mit mehreren großen Dendriten und um $35 \mu\text{m}$ groß. Etwas von den übrigen Zellen unterschieden sich die dorsal der Motoneurone und lateral in Lamina VII gelegenen Neurone, die offenbar den "Spinal Border Cells" beim Säuger entsprechen. Sie waren oft symmetrisch mit vier rechtwinklig abstehenden Dendriten und zeigten keine allzugroße Variabilität (Abb. 59D).

Eine ganz andere äußere Erscheinung boten die Neurone der Clarke'schen Säule und waren damit gut von den umgebenden Neuronen der Lamina V zu unterscheiden. Die sehr großen Zellkörper (bis $50 \mu\text{m}$) hatten eine runde bis ovale Form und zeigten keine mit HRP sichtbaren Dendriten. Es waren lediglich die basalen Ansätze von vielleicht sehr dünnen Dendriten sowie das abgehende Axon zu sehen (Abb. 59C und 60C).

Die in den Spinalganglien markierten Zellkörper (Abb. 61A, primäre Afferenzen des DF) waren alle vom großen Typ mit einem Durchmesser von 40 bis $50 \mu\text{m}$. Abbildung 61B zeigt eine dieser pseudounipolaren Zellen mit einem aufzweigenden Axon. Der Axondurchmesser betrug vor der Aufzweigung 3 - $3.5 \mu\text{m}$ und danach ca. $2 \mu\text{m}$.

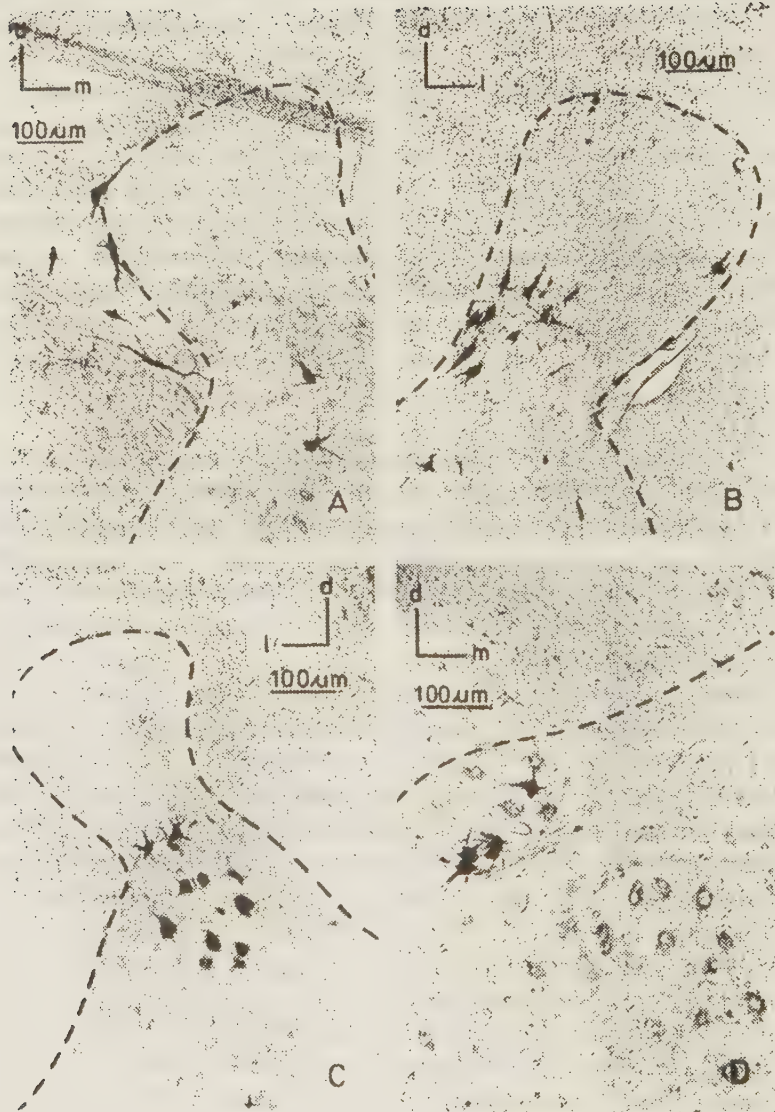


Abb. 59: Retrograd markierte Zellen in Transversalschnitten (40 μm) durch die cervicale Verdickung. (A) in Lamina I und V, (B) in der medialen Lamina IV, (C) in Lamina IV und in der Clarke'schen Säule und (D) in der lateralen Lamina VII ("Spinal Border Cells"). d - dorsal, m - medial, l - lateral.

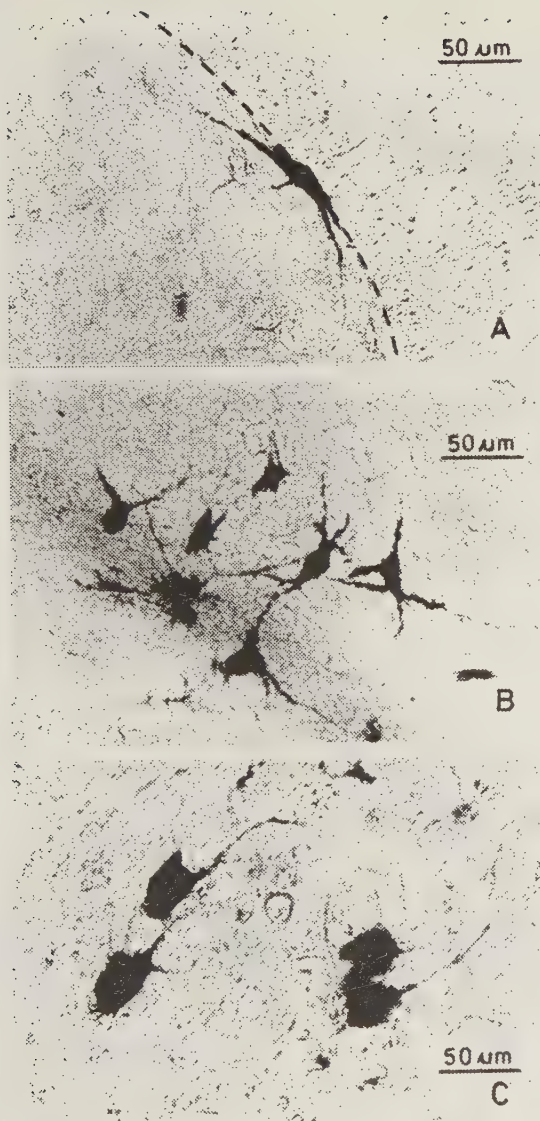


Abb. 60: Verschiedenen Zelltypen in der transversal geschnittenen cervicalen Verdickung. (A) Lamina I Marginalzelle, (B) Lamina IV Neurone und (C) Neurone der Clarke'schen Säule.



Abb. 61: (A) Große Ganglienzellen in transversal geschnittenen Ganglien der cervicalen Verdickung. (B) Große Ganglienzelle mit aufzweigendem Axon.



Abb. 62: Markierte Axone dorsomedial im Hinterstrang der transversal geschnittenen cervicalen Verdickung.

3.2.1.2. Injektion Hinterstrangkern

Um sicherzustellen, daß die Lamina IV Zellen, die bedeutendste Gruppe der weit aufwärts projizierenden Hinterhornneurone, nicht nur ihre Axone in den Hinterstrang entsenden, sondern auch in den dazugehörigen Relaykernen (DCN - dorsal column nuclei, bzw. GC - Nn. gracilis und cuneatus) Terminalen besitzen, wurde bei 6 Tauen, in Verbindung mit Rückenmarks-Läsionen, der Fluoreszenz-Farbstoff Fast Blue (FB) in den GC-Komplex und die nähere Umgebung injiziert.

Die Läsionen wurden an der gleichen Stelle wie zuvor gesetzt (C4), um festzustellen, ob die Axone der Lamina IV Zellen nur im DF ziehen oder auch im DLF.

Gute FB-Markierungen ergaben sich, wenn eine Laufzeit von ca. 90 Stunden abgewartet wurde. Nach 65 Stunden waren zwar Markierungen vorhanden, aber diese waren schwächer und offenbar auch weniger zahlreich. Nur in drei Experimenten waren so viele Zellen markiert, daß ein Auszählen sinnvoll war. Diese drei Beispiele unterschiedlicher Versuchsbedingungen (mit DF-Läsion, mit DLF-Läsion und ohne Läsion) sind zahlenmäßig in Tabelle 6 (Nr. 1-3) für die cervicale (A) und lumbale (B) Intumeszenz in Zellen/mm Rückenmarkslänge aufgeführt und in den Abbildungen 63A-C schematisch dargestellt. Im nachfolgenden Text werden die markierten Zellen zusätzlich in ihrer absoluten Anzahl genannt.

Die Abbildungen 64A-E zeigen Ablichtungen einer GC-Injektion, markierte Fasern im Grenzbereich Halsmark/Medulla (C1), sowie markierte Zellen der Lamina IV, Lamina I und der Spinalganglien der cervicalen Intumeszenz.

Cervicale Verdickung

Bei einem Tier wurde in die Medulla oblongata injiziert, ohne daß im Rückenmark eine Läsion gesetzt wurde. Von den zwei Injektionen traf die linksseitige nur dorsale Bereiche des GC-Komplexes, während auf der rechten Seite etwas weiter caudal große Teile der

GC-Kerne und tiefer noch Teile der zentralen Medulla (Cnd, Cnv) betroffen waren.

Tabelle 6: Anzahl markierter Zellen/mm Rückenmarkslänge in der cervicalen und lumbalen Verdickung nach Injektion in die Medulla oblongata.

Nr. Exp.	HRP Inj.	Läs.	Laminae I	IV	V	CI	VI-VIII	Zellen Total	Anzahl Schnitte	Ganglien Zellen	Ganglien Schnitte
A Cervicale Verdickung											
			l / r	l / r	l / r	l / r	l / r			l / r	l / r
1	GC/Cnd/ Cnv, r - GC, l	--	2.8/4.6	22.8/30.4	6.2/7.8	11.2/14.2	10.9/6.2	1229	131	60.4/224.4	41/39
2	GC, r	DLF	0.9/2.1	0.8/33	0.8/0.2	0.5/1.4	1.0/0.2	406	124	0/181	/33
3	GC/S/ n.X, l	DF	8.5/6.4	1.1/0.6	5.4/1.4	1.2/0	0.5/0	262	128	0	24/21
4	GC/S, r	DF	wenige	wenige	wenige	wenige	-	-	90	-	/44
5	GC lat./ TTD/Cnv, r	DF	-	-	-	-	-	-	69	-	/35
6	TTd/Cnd, r	DF	-	-	-	-	-	-	88	-	/23
B Lumbale Verdickung											
			l / r	l / r	l / r	l / r	l / r			l / r	l / r
1	GC/Cnd/ Cnv, r - GC, l	--	0.1/0.1	0/0.2	5.0/3.9	9.8/3.2	3.0/2.0	286	129	60/5	15/5
2	GC, r	DLF	0.2/0.1	0/0.1	0.8/0.8	0.5/4.6	0.7/0.6	90	136	0/67.5	35/15
3	GC/S/ n.X, l	DF	5.9/6.1	0.3/0.7	1.9/1.5	0.1/0.5	0.2/1.3	204	132	0	38/41
4	GC/S, r	DF	-	-	-	-	-	-	sag.	-	sag.
5	GC lat./ TTD/Cnv, r	DF	-	-	-	wenige	-	-	sag.	-	sag.
6	TTd/Cnd, r	DF	-	-	-	-	-	-	123	-	12

l / r : links / rechts, TTD : Nucleus et tractus descendens nervi trigemini,
Cnd / Cnv : Nucleus centralis medullae oblongatae, pars dorsalis / pars ventralis,
GC : GC-Komplex (Hinterstrangkerne), S : Nucleus solitarius, n.X : Nucleus motorius
dorsalis nervi vagi, DF : Dorsaler Funiculus, DLF : Dorsolateraler Funiculus.
sag. : ganze Intumeszenz sagittal geschnitten.

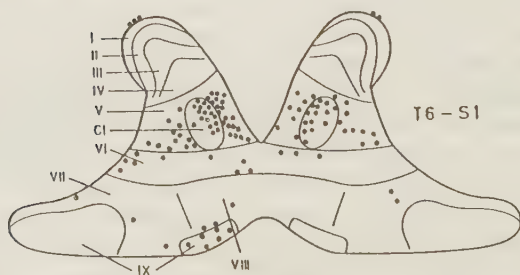
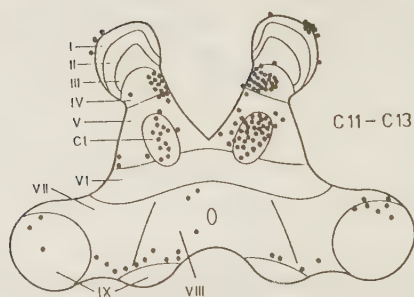
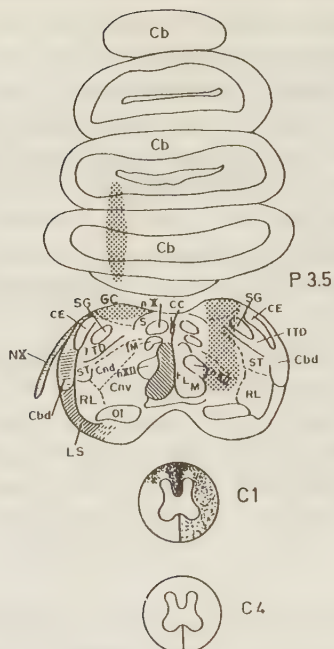
Von den 1229 retrograd markierten Neuronen in 131 ausgezählten Schnitten machten die in Lamina IV mit 319 auf der rechten und 239 auf der linken Seite den Hauptanteil aus. Eine weitere große Gruppe bildeten die Clarke'schen Neurone in der Hinterhornbasis (149/118, re/li) und solche in der umgebenden Lamina V (82/65). In diesem Fall lag auch eine Injektion linksseitig im Kleinhirn, was die Häufigkeit der Clarke'schen Neurone erklärt. Weniger häufig waren die großen Lamina I oder Marginalzellen (48/29) und Neurone im Vorderhorn oder intermediärem Bereich, bzw. im Gebiet um den Zentralkanal (siehe auch Nr.1, Tabelle 6A in 1/mm).

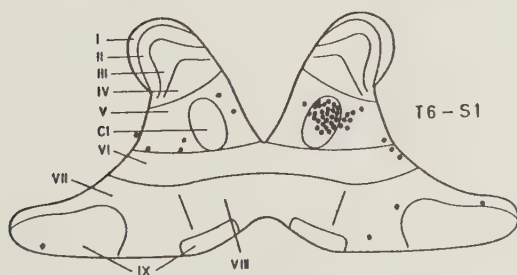
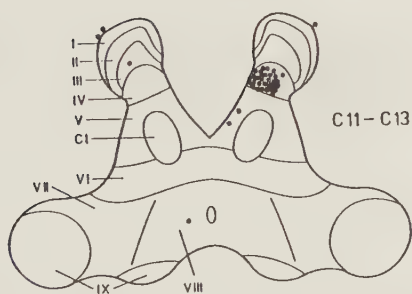
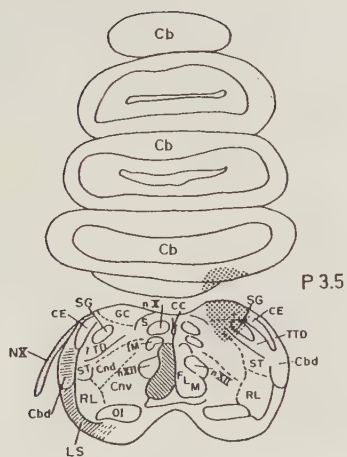
Die Ganglien im cervicalen Bereich waren ebenfalls stark markiert. Auf der rechten Seite fanden sich in 39 Schnitten 700 gefärbte Zellen, auf der anderen Seite nur 198. Abbildung 63A zeigt in schematischer Darstellung die Lokalisationen markierter Neurone in der cervicalen und lumbalen Verdickung und die Position gefärbter Fasern im obersten Cervicalbereich im Übergang zur Medulla.

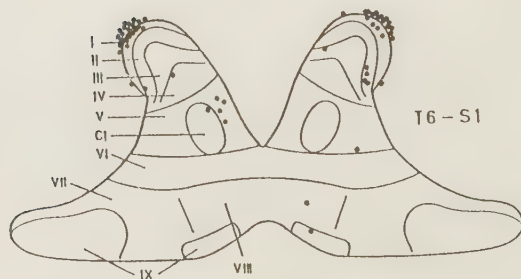
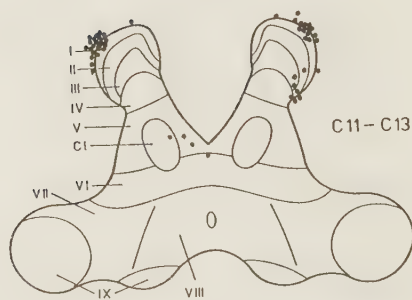
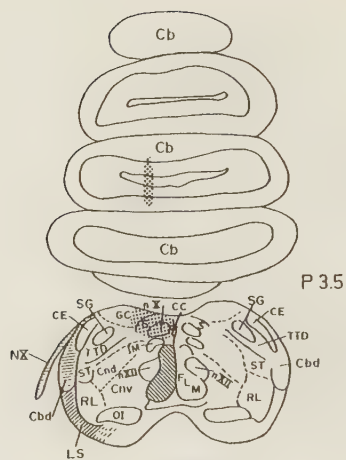
In einem weiteren Versuch wurde auf der rechten Seite der DLF durchtrennt, und die einzige Injektionsstelle lag auf der gleichen Seite genau im GC-Gebiet ohne andere Bereiche mit einzuschließen. Von insgesamt 406 markierten Zellen in der grauen

→

Abb. 63: Schematische Darstellung von Transversalschnitten durch Rückenmark und Medulla mit der Lokalisation retrograd markierten Zellen in der cervicalen (C11-C13) und lumbalen (T6-S1) Verdickung in drei Experimenten mit Fast Blue Injektionen in die Hinterstrangkern (GC) und nähere Umgebung (P3.5) mit und ohne Durchtrennung von Teilen des oberen cervicalen Rückenmarks (C4). Im obersten Rückenmarksabschnitt (C1) die Lage markierter Axone. Punktierter Bereich = Ausmaß der FB-Injektionen; geschwarzter Bereich = Ausmaß der Läsion bei C4; römische Zahlen = Bezeichnung der Laminae nach Leonard und Cohen ('75a); ausgefüllte Kreise = markierte Zellen. (A) Injektion bilateral im GC und rechts auch in Teilen des medullären reticulären Bereiches ohne Läsion bei C4, markierte Zellen in aufeinanderfolgenden 40 µm Schnitten im Bereich C11-C13 (n=19) und T6-S1 (n=36); (B) rechtsseitige Injektion im Bereich des GC mit Läsion des rechten DLF bei C4, C11-C13 (n=11), T6-S1 (n=27); (C) linksseitige Injektion in mediale Teile des GC und caudale Bereiche des Nucleus solitarius (S) mit Läsion des DF bei C4, C11-C13 (n=28), T6-S1 (n=27).







Substanz lagen diesmal 325 rechtsseitig in Lamina IV (Nr.2, Tabelle 6A; Abb. 63B). Markierte Ganglienzellen waren mit 478 an der Zahl auch nur auf der rechten Seite zu finden. Außer wenigen Zellen in der Lamina I und in der Clarke'schen Säule der ipsilateralen Seite waren ansonsten kaum Markierungen vorhanden.

Bei den übrigen Tieren wurde, auch wegen der elektrophysiologischen Untersuchungen, der Hinterstrang durchtrennt. Nach drei Injektionen, die teilweise die Hinterstrangkern betrafen, waren diesmal nur sehr wenige Neurone der Lamina IV markiert und keine in den Ganglien. Relativ viele Lamina I Neurone waren auf beiden Seiten im Rückenmark angefärbt, wenn die Injektion den Nucleus solitarius (S) mit einschloß. Im letzten ausgezählten Versuch (Nr.3, Tabelle 6A) waren es innerhalb von 128 Schnitten 87 ipsilateral und 66 kontralateral. Auch ipsilateral in der Lamina V fand sich in diesem Fall mit 55 Zellen noch eine bedeutende Anzahl. Ansonsten waren nur noch die Neurone der Clarke'schen Säule in unterschiedlicher Zahl vorhanden, je nach Ausmaß der Läsion, cerebellärer Injektion oder Verletzung der spinocerebellären Bahnen (Abb. 63C).

Ging die Injektion lateral an den GC-Kernen vorbei in tiefere Bereiche (TTD, Cnd und Cnv), so waren so gut wie keine retrograd markierten Zellen in der grauen Substanz und in den Ganglien zu finden (Nr.4-6, Tabelle 6A).

Lumbale Verdickung

Im Gegensatz zur cervicalen Verdickung, und übereinstimmend mit den zuvor beschriebenen Faserbehandlungen, fanden sich in der lumbalen Verdickung in keinem der Versuche nennenswerte Mengen markierter Lamina IV Neurone (Abb. 63A-C). Die wenigen hierzu gerechneten könnten ebenso zu den häufiger vertretenen Lamina V Zellen gehören, die in durchschnittlich 132 ausgezählten Schnitten ohne Läsion mit 40 - 50 Neuronen je Seite (Nr.1, Tabelle 6B, 1/mm) und nach DLF- oder DF-Läsion mit 9 (Nr.2) bzw. 20 (Nr.3) markierten Zellen je Seite vertreten waren. Die Clarke'schen Neurone waren mit 50 - 100 Neuronen relativ häufig bei den Experimenten, bei denen auch Farbstoff ins Kleinhirn gelangte (Nr.1

und 2). Wie bei der cervicalen Verdickung war auch in der lumbalen nach Injektion in den Nucleus solitarius der größte Teil der markierten Neurone in der Lamina I zu finden, rechts 65 und links 62 in 132 Schnitten (Nr.3, Tabelle 6B; Abb. 63C).

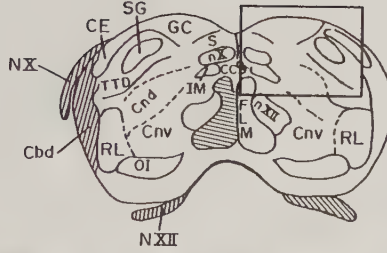
Die Injektionen, die weder den GC-Komplex noch den Nucleus solitarius betrafen, führten wie in der cervicalen Verdickung ebenfalls nur zu sehr wenigen Zellmarkierungen (Nr. 4-6).

Läsion und markierte Fasern

Das Beurteilen des Läsionsausmaßes fiel bei diesen Versuchen leichter, da im Bereich der Läsion deutlich markierte Fasern zu sehen waren, deren Fehlen oder Vorhandensein caudal der Läsionsstelle hierfür ein gutes Indiz war. Die Verteilung der markierten Axone eine kurze Distanz rostral und caudal der Läsionsstelle spiegelte gut die makroskopische Einschätzung der Läsion wieder, und das Ausmaß entsprach fast immer der beabsichtigten Lage und Größe.

Nach Injektion in die Hinterstrangkernkerne war deutlich der jeweils ipsilaterale dorsale Funiculus markiert. Die gefärbten Axone füllten den DF in der medialen Hälfte von dorsal bis ventral voll aus und ließen nur um den Kopf des Hinterhorns einen Bereich frei. Dünner markiert war der Bereich direkt über dem Hinterhorn, aber ein wenig dorsolateral am obersten Ende des DLF befand sich nochmal ein stärker konzentriertes Areal markierter Fasern.

Lag die Injektion im caudalen Teil des Nucleus solitarius und schloß nur den medialen Teil des GC-Komplexes ein, so waren zwar weniger Axone im DF gefärbt, aber die Verteilung zeigte keinen sichtbaren Unterschied. Zusätzlich lagen markierte Fasern lateral vom Hinterhorn bis hinunter zum Vorderhorn und weiter lateral im DLF zeichnete sich deutlich ein kreisrundes stark markiertes Faserbündel ab. Dieses war als einziges an gleicher Stelle aber schwächer auch auf der anderen (kontralateralen) Seite zu sehen.



A



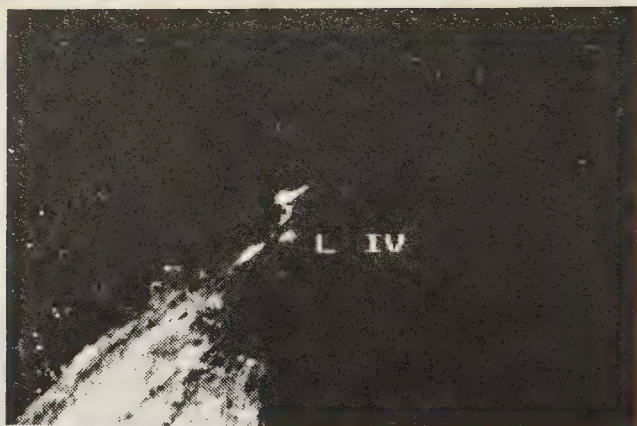
B



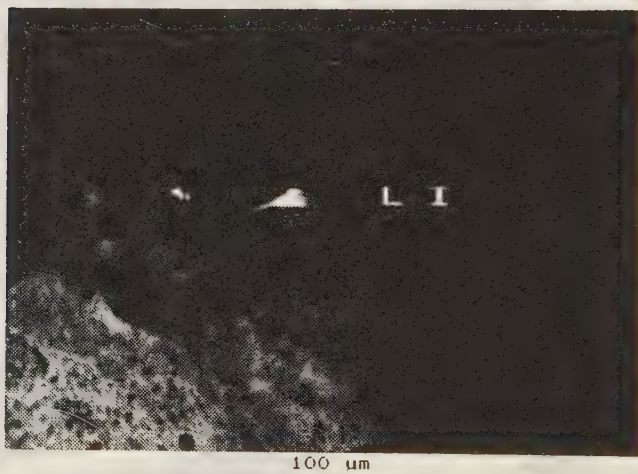
250 μ m

Abb. 64: Beispiele für (A) eine FB-Injektion in den GC-Komplex, (B) markierte Fasern in DF und dorsolateral im Übergang Medulla/Rückenmark, (C) markierte Zellen in Lamina IV, (D) markierte Zellen in Lamina I und (E) markierte Ganglienzellen.

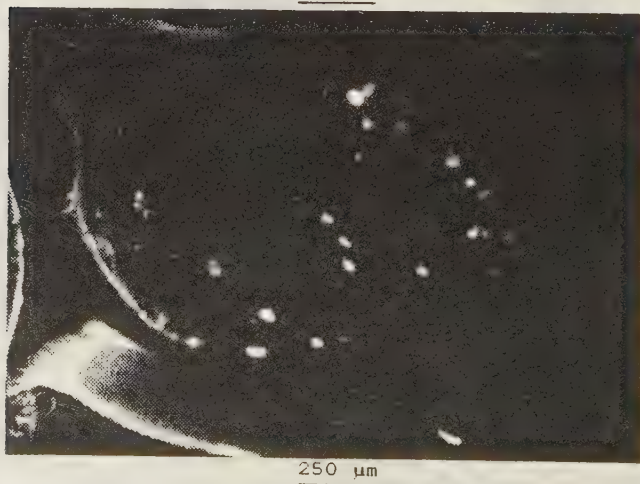
C



D



E



3.2.1.3. Zusammenfassung aufsteigende Bahnen

Injektionen in den GC-Komplex und Faserbehandlungen der dorsalen weißen Substanz haben gezeigt, daß nur in der cervicalen Verdickung Neurone der Lamina IV über den Hinterstrang zu dem zugehörigen Relaykern in der Medulla oblongata projizieren, wohingegen solche in der lumbalen Verdickung ihre Axone nicht bis zu dieser Ebene, aber wohl bis zur cervicalen Verdickung entsenden. Zellen der spinalen Ganglien projizieren ebenfalls zu den Hinterstrang-Kernen, wobei ihre Anzahl lumbal weit geringer ist als cervical. Lamina I Neurone (Marginalzellen) und Neurone der Clarke'schen Säule geben cervical wie lumbal den Ursprung für den dorsolateralen Funiculus (DLF), die der Lamina I bilateral, die der Clarke'schen Säule dagegen streng ipsilateral in der cervicalen und kontralateral in der lumbalen Verdickung. Ein Teil der Marginalzell-Axone terminiert im Nucleus solitarius. Lamina V Zellen projizieren ebenfalls überwiegend in die dorsale weiße Substanz, cervical mehr ipsilateral, lumbal bilateral. In mehr ventral gelegenen Bereichen des lateralen Funiculus steigen hauptsächlich die Axone der Zellen des Vorderhorns auf, von lumbal nur kontralateral, von cervical die der Lamina VII mehr ipsilateral.

3.2.2. Injektionen ins Vorderhirn

Bei 27 Tauben wurden im Anschluß an die elektrophysiologischen Untersuchungen des Vorderhirns kleine Mengen freier oder Lektin-konjugierter Meerrettich-Peroxidase (HRP, WGA-HRP), oder aber die Fluoreszenz-Farbstoffe FB und RITC ins Vorderhirn injiziert. Die neuronalen Marker wurden in möglichst kleinen Mengen an zuvor durch Zell-Registrierungen als somatosensorisch charakterisierte Stellen des Gehirns gebracht, um die, zu diesem System gehörenden, afferenten Verbindungen zu demonstrieren. Die aufgrund verschiedener Injektions-Techniken unterschiedlich groß ausgefallenen Injektions-Loki wurden im vorderen, wie im hinteren somatosensorischen Gebiet nach ihrer Größe und ihrer Lokalisation in 5 Gruppen unterteilt (Tabelle 7A,B). Durch Iontophorese erzielte HRP-Injektionen waren meistens sehr klein (trotz TMB-Reaktion), in einigen Fällen sogar zu klein, um retrograd Zellen zu markie-

ren. Die durch Druck-Injektion produzierten HRP-Diffusionshöfe hingegen waren häufig zu groß. Die zuletzt angewendete Druck-Injektion der Fluoreszenz-Farbstoffe gelang dagegen, aufgrund einer besseren Technik, recht gut und lieferte kleine bis mittel-große Loki (1-2 mm³).

Tabelle 7: Tracer-Injektionen ins rostrale und caudale Vorderhirn

Grp.-Nr.	Inj.-Lok.	Größe	Tracer	Mark. Thalamus	Mark. Vorderhirn
A Caudales Vorderhirn					
1	HV	klein	HRP		NC, NI
	HV	klein	WGA-HRP		
	HV	klein	HRP		NC, NI, HD cd
2	NC	klein	HRP		Fasern ins HV
	NC	klein	WGA-HRP	Dv dl (wenige)	
	NC	klein	HRP	Dv dl	
	NC	klein	HRP	Dv dl, DLPC	
3	NC/NI	mittel	HRP	Dv dl, DLPC	
	NC/NI	mittel	WGA-HRP	Dv dl, DLPC	
	NC/NI	mittel	RITC	Dv dl, DLPC	
	NC/NI	mittel	HRP	Dv dl, DLPC	
	NC/NI	mittel	HRP	Dv dl	
4	caud. Tel.	sehr groß	HRP	Dv l, DLPC, DMP	HA m, HD m, HVv m, NF m, Ad, PA, PP,
	caud. Tel.	sehr groß	HRP	Dv, DLPC, PMI	/Fasern LH/HV
	caud. Tel.	groß, dünn	HRP	Dv (wenige)	Fasern LH/HV
5	NI/HV	groß	WGA-HRP	Dv (wenige), DIP, DMP, SRT	HA m, HIS/HD m, Av/Ad m, NI, NC, PP, HV d
B Rostrales Vorderhirn					
1	HA dl	klein	HRP	DIVA	
	HA dm	klein	HRP/WGA-HRP		HIS, HD
	HA m	klein	HRP/WGA-HRP	DIVA	
2	HA/HIS	mittel	HRP	DIVA/DLM, SPC ko	HIS, HD, NI/NC
	HA/HIS	mittel/klein	FB/RITC	DIVA/DLM, DLLv m, SPC ko	HIS, NF, NI/NC, (HV)
	HA/HIS r/c	noch klein	FB/RITC	DIVA/DLM, DLL, SPC/DLLd ko	NI/NC
	HA/HIS	klein/mittel	FB/RITC	DIVA/DLM, DLLv m, SPC/DLLd ko	HIS, NF, NI/NC
3	HA/HIS/HD	groß/mittel	FB/RITC	DIVA/DLM, DLL, SPC/DLLd ko	HA mc, HIS, HD, NF, NI/NC, (HV), Ad 1
	HA/HIS/HD	groß	HRP	DIVA/DLM, DLLv m, SPC ko	HA, HIS, HD, NI/NC
4	rostr. Tel.	sehr groß	HRP	DIVA/DLM, DLL, DVA/DMP, SRT DLPr, SPC/DLLd ko	rostr. Tel. (schwach), NC dc, AA ko
5	NF/E/PA HIS/HD dc	groß	WGA-HRP	Rt dm, T, DIVA c, DLPr, DIP	NF, HVv, Ad, Av

Abkürzungen siehe auch generelles Abkürzungsverzeichnis.

Zusätze d, m, l, r, c, auch in Kombination, stehen für dorsal, medial, lateral, rostral und caudal; ko bezeichnet Markierungen kontralateral zur Injektion.

WGA-HRP : Weizenkeim-Lektin agglutiniertes HRP (Weierreth-Peroxidase),

FB : Fast Blue, RITC : Rhodamin-isothiocyanat.

3.2.2.1. Caudales Gebiet

Von den 16 Injektionen ins caudale Vorderhirn, die alle nicht weiter als 2-2.5 mm lateral der Mittellinie lagen, waren 3 sehr klein und lagen im Hyperstriatum ventrale (HV) (Tabelle 7A, Nr.1). Eine war dorsal im HV platziert und führte zu keinerlei Markierungen. Zwei lagen weiter ventral und ergaben wenige markierte Neurone im medialen Teil des caudalen Neostriatum intermedium (NI) und rostroventralen Neostriatum caudale (NC) knapp oberhalb der Lamina medullaris dorsalis (LMD), die nach ventral das Paleostriatum augmentatum (PA) abgrenzt. Fasern, die von hier zum Injektionsort und von dort weiter dorsal liefen, waren ebenfalls markiert. Die Abbildungen 68A und 68B geben zwei Beispiele für kleine HV-Injektionen, 68C gibt eine Vergrößerung von 68B mit retrograd markierten Neuronen in NI/NC. In einem Fall waren auch sehr wenige Zellen am hinteren Ende des Hyperstriatum dorsale (HD) angefärbt. Im Thalamus oder anderen subtelencephalen Strukturen waren keine retrograden Markierungen.

Waren die Injektionen zwar klein, aber unterhalb der Lamina hyperstriatica (LH) im NC platziert (n=4, Nr.2), waren wenige Neurone im caudalen Thalamus markiert. In zwei Fällen lagen diese nur in der dorsolateralen Ecke des Nucleus ovoidalis thalami (Ov), einmal auch im caudalen Teil des Nucleus dorsolateralis posterior thalami (DLPC) und bei einem weiteren Versuch war der Thalamus nicht markiert, sondern nur einige Fasern, die über die LH hinweg ins HV verliefen.

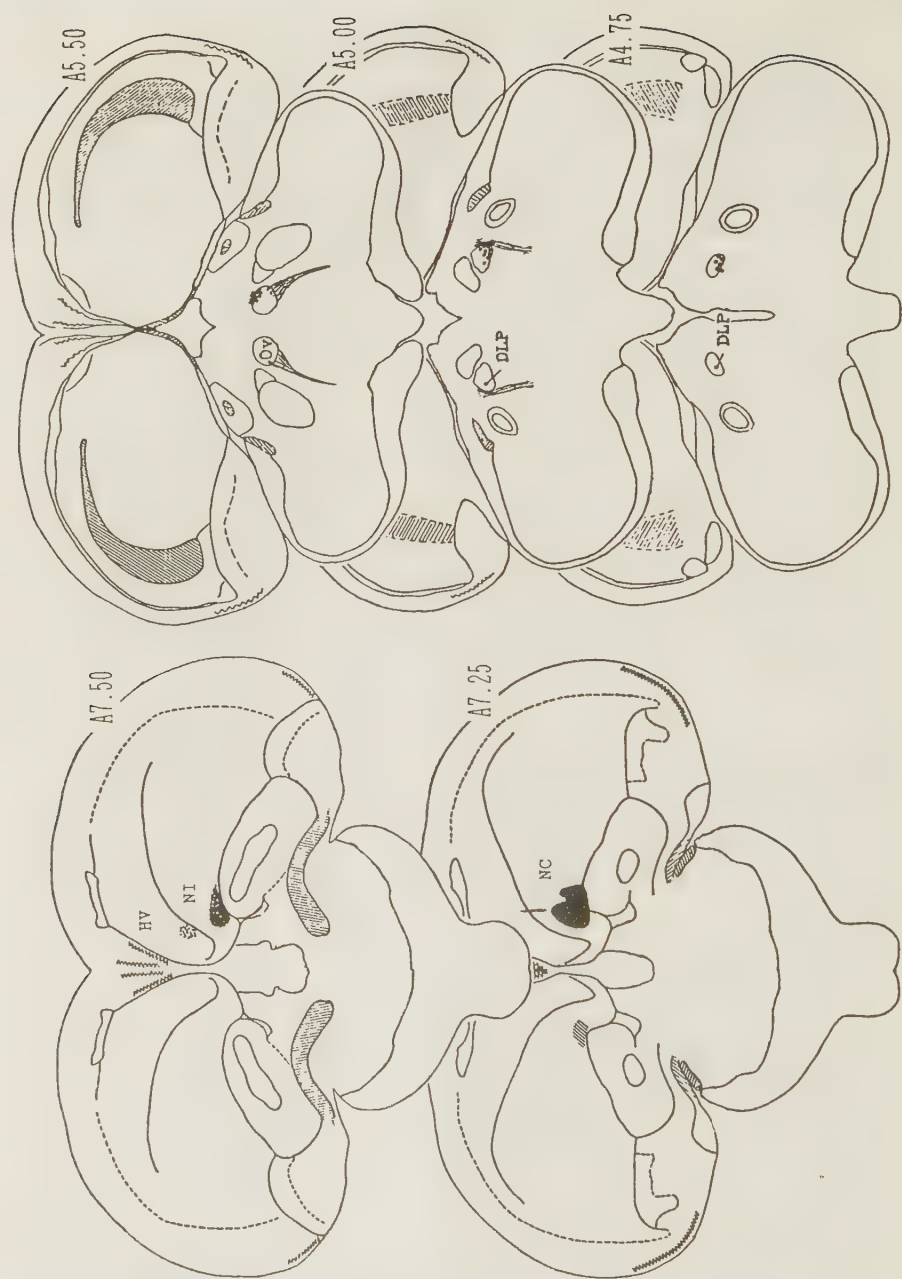
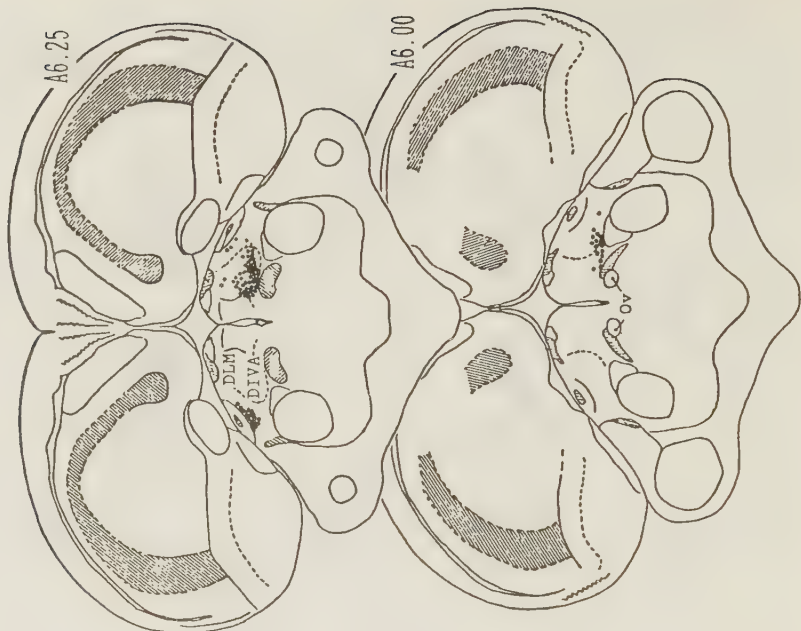


Abb. 65: Darstellung eines Tracer-Experiments in schematischen Transversalschnitten durch das Vorderhirn in rostrocaudaler Sicht. HRP-Injektion ins caudale NI und HV (geschwärzter Bereich), markierte Zellen (ausgefüllte Kreise) in Ov und DLP und Terminalen im HV (Punkte, A7.50).



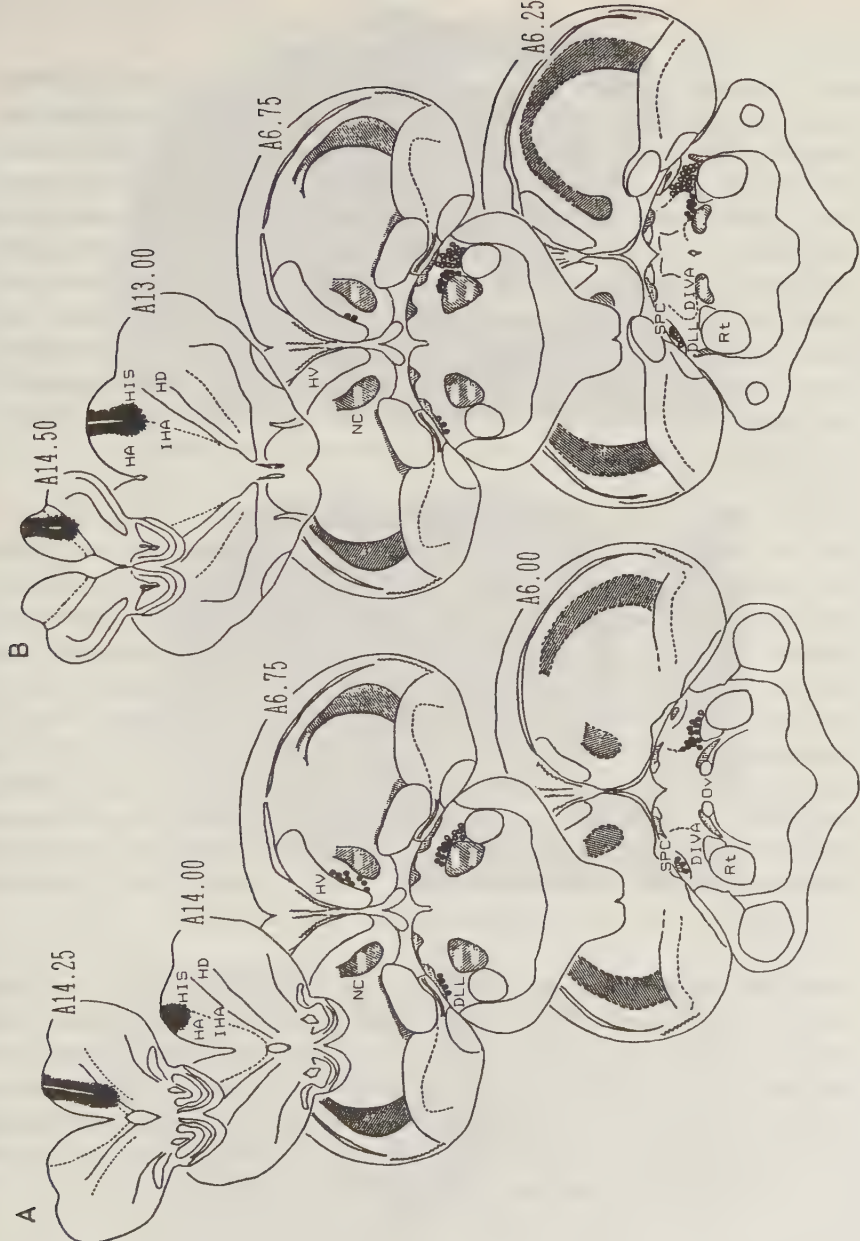


Abb. 67: Darstellung zweier Tracer-Experimente in schematischen Transversalschnitten durch das Vorderhirn in rostrocaudaler Sicht. (A) FB-Injektion (rostral) und RITC-Injektion (caudal) im rostralen HA, FB-Zellen (gefüllte Kreise) in HA, HIS, caudomedialen Neostriatum, DIVA, SPC und dorsalem DLL, RITC-Zellen (offene Kreise) mehr lateral im DIVA bis ventral im DLL. (B) FB-Injektion (rostral) im somatosensorischen Wulst und RITC-Injektion (caudal) im visuellen Wulst, FB-Zellen (gefüllte Kreise) im caudomedialen Neostriatum, DIVA, SPC und dorsalem DLL, RITC-Zellen (offene Kreise) im DLL und SPC.

Bei 5 anderen Experimenten (Tabelle 7A, Nr.3) fiel die Injektion etwas größer aus und schloß Teile des caudalen NI's und darüberliegenden HV's mit ein (Abb. 68D,E). Lediglich in einem Versuch war nur die dorsolaterale Ecke des Ov mit markierten Zellen angefüllt (Abb. 70A,B), ansonsten waren zusätzlich auch einige Zellen überwiegend im ventralen Teil des DLPC (Abb. 70C,D). Abbildung 65 zeigt diesen Fall in schematischer Darstellung. Manchmal lagen auch wenige markierte Neurone in dem Bereich zwischen dem Ov und dem DLPC, die nicht direkt einem Kerngebiet zugeordnet werden konnten. Nach zwei Injektionen konnte auch eine anterograde Markierung von Zellen im dorsal und etwas rostral der Injektionsstelle gelegenen HV beobachtet werden (Abb. 69A,B).

Dreimal resultierte eine Druckinjektion in großen Diffusionshöfen von ca. 4 mm Durchmesser, welche große Teile des HV's und NC's und kleinere Bereiche des NI's und PA's betrafen (Nr. 4). Während bei einem Versuch aufgrund des sehr dünnen Injektionshofes nur wenige Zellen im Ov schwach markiert waren, fanden sich bei den beiden anderen Experimenten stark markierte Zellen im ganzen Ov und DLPC und schwächer markierte in den thalamischen Nuclei dorsomedialis posterior (DMP) und paramedianus internus (PMI). In einem Fall waren auch Neurone im Vorderhirn markiert, jeweils ipsilateral im Archistriatum dorsale (Ad), PA und Paleostriatum primitivum (PP), und rostral jeweils in den medialen Bereichen vom Hyperstriatum accessorium (HA), HD, Hyperstriatum ventrale pars ventrale (HVvv) und Neostriatum frontale (NF).

Eine HRP-Injektion ins HV (Nr. 5) fiel ebenfalls groß aus und betraf relativ weit rostral und medial gelegen (mit Zentrum bei A 8.0) außer dem medialen HV auch schwach noch den medialsten Bereich des NI. Retrograde Zellmarkierungen waren diesmal nicht im DLP, sondern massiv im Nucleus dorsointermedius posterior (DIP) zu finden. Außerdem waren im Thalamus wenige Neurone im DMP und im Nucleus subrotundus (SRt) gefärbt.

Abb. 68: Beispiele für kleine bis mittelgroße HRP-Injektionen im caudalen Vorderhirn. (A) Injektion ins HV, Sagittalschnitt 1.5 mm lateral der Mittellinie, (B) Injektion HV, Frontalschnitt, (C) Ausschnittvergrößerung von B mit retrograd markierten Zellen im NI nahe der LMD, (D,E) Injektionen in NI/HV, Frontalschnitte.

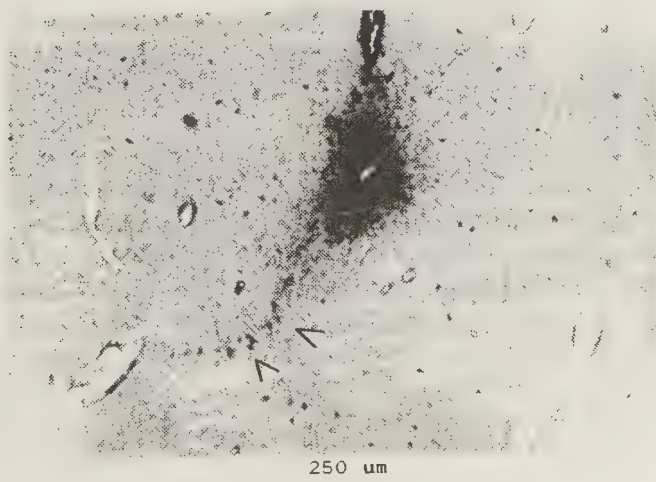
A



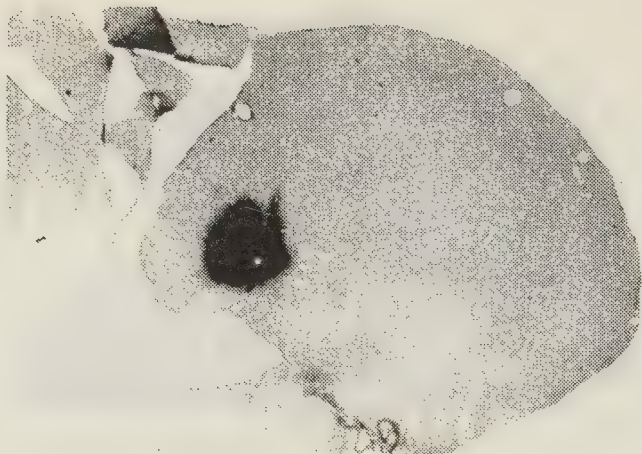
B



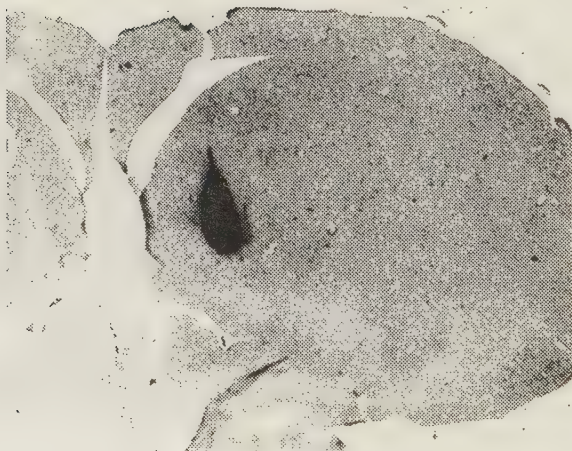
C



D



E



1 mm

Weiterhin lagen im Bereich des Vorderhirns sehr große markierte Neurone im PP und bis in den Fasciculus prosencephali lateralis (FPL) hinein, rostral im medialsten Teil vom HD und HVvv, sowie im HA, im caudalen NI direkt über der LMD, im dorsolateralen HV, im ventralen Archistriatum (Av) und in einem nicht näher bezeichneten Gebiet medial vom dorsalen Archistriatum direkt an der Grenze zum Ventrikel. Schwach markierte Zellen fanden sich außerdem im Bereich des Feldes L und rostroventral davon. Alle Markierungen lagen bis auf einzelne Zellen im Av ipsilateral.

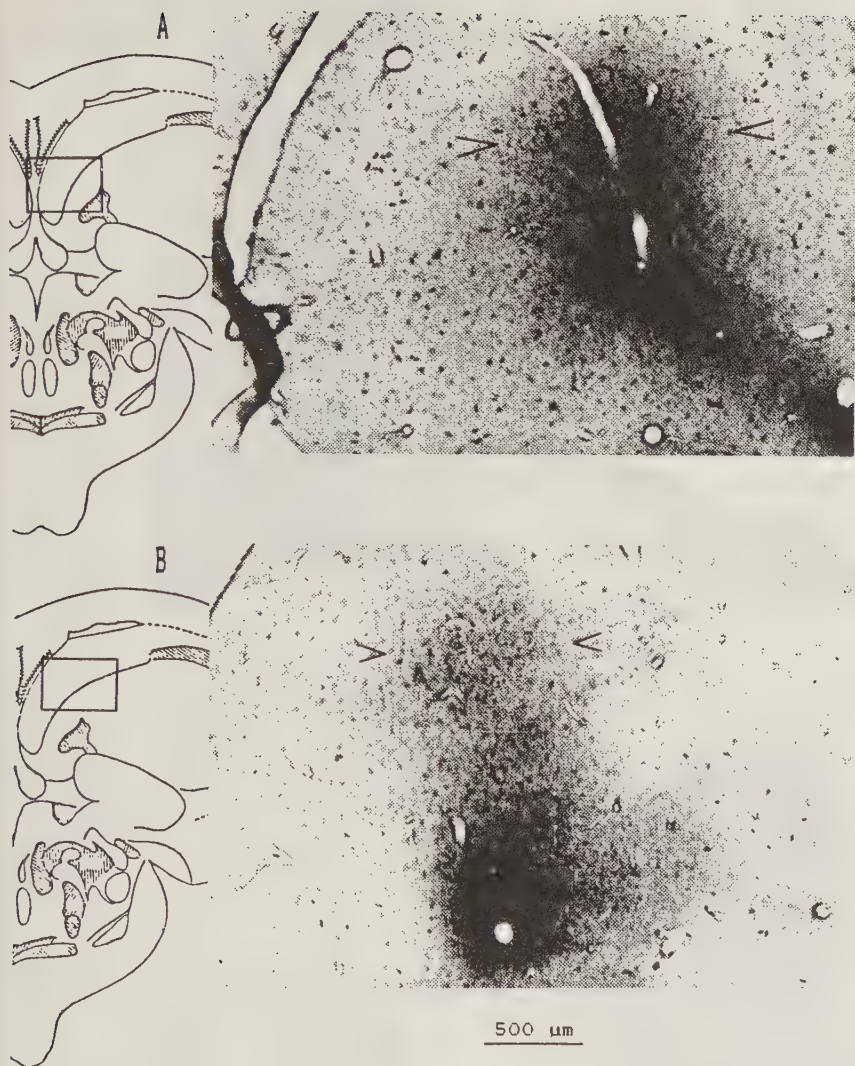
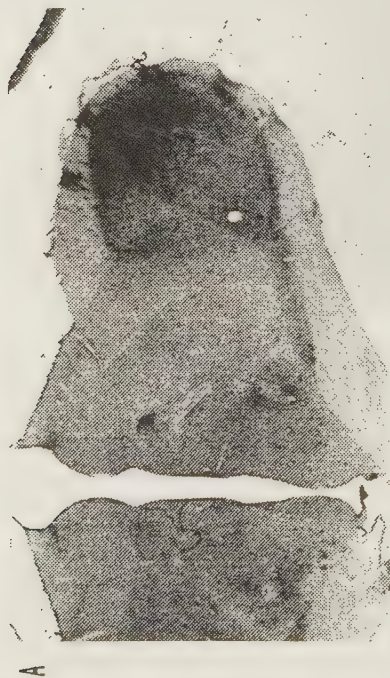
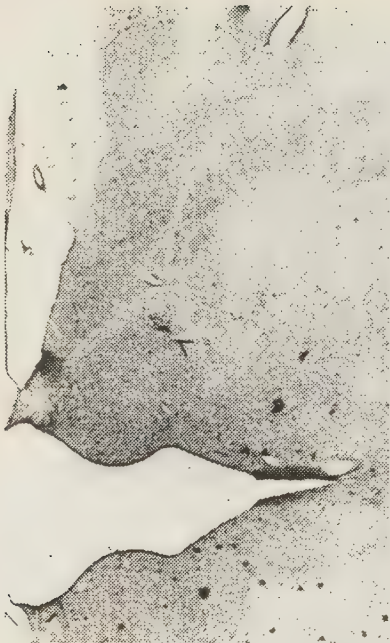


Abb. 69: (A,B) Anterograde Projektion mit Terminalen im HV nach HRP-Injektion in NI/NC. Terminalen dorsal, rostrales Ende der Injektion ventral.



1 mm



500 μm



250 μm



250 μm

Abb. 70: Retrograd markierte Zellen im Thalamus nach HRP-Injektion ins caudale Vorderhirn. (A) Zellen im dorsolateralen Ov, Frontalschnitt, (B) Ausschnittvergrößerung von A, (C) Zellen im caudalen DLP, Frontalschnitt und (D) Ausschnittvergrößerung von C.

3.2.2.2. Rostrales Gebiet (Wulst)

Von den 10 Injektionen in den rostralen Wulst wurden 6 mit HRP bzw. WGA-HRP durchgeführt, und 4 waren Doppelinjektionen mit FB und RITC. Das Fast Blue wurde immer weiter rostral (bis zu 1.5 mm) und etwas weiter medial lokalisiert als das Rhodamin-isothiocyanat, in einem Fall lag die RITC-Injektion im visuellen Teil des Wulstes, ansonsten lagen beide im somatosensorisch responsiven Teil. Eine Injektion wurde ins frontale Neostriatum gesetzt. Diese Experimente sind in 5 Gruppen aufgeteilt in Teil B von Tabelle 7 aufgeführt.

Von drei sehr kleinen HRP-Injektionen ins dorsale HA (Nr.1; Beispiele in Abb. 71A-D) führten zwei zu wenigen retrograd markierten Neuronen in einem Bereich ventromedial des Nucleus dorsomedialis anterior thalami (DLA), der direkt dorsal dem FPL anliegt und sich noch ventral vom Nucleus dorsomedialis anterior pars medialis (DLM) befindet. In einer Frontalschnitt-Serie befanden sich diese Neurone auf einer rostrocaudalen Linie. Im verbleibenden Fall waren im Thalamus keine Markierungen, jedoch führte diese weiter medial im HA gelegene Injektion zu retrograd markierten Neuronen im dorsomedialen HA, sowie ventral und medial im Hyperstriatum intercalatus superior (HIS) und HD. Außerdem zogen markierte Fasern von der Injektionsstelle sowohl nach lateral bis zur Grenze des HIS, als auch nach medial und ventral ins HA.

Mittelgroße bis große Injektionen schlossen außer dem HA auch Teile des HIS (n=4, Nr.2) und des HD (n=2, Nr.3) mit ein. Abbildung 72A zeigt eine große HRP-Injektion, und die Abbildungen 72B und C geben ein Beispiel für eine FB- und eine RITC-Injektion im gleichen Experiment. Zwei Meerrettich-Peroxidase-Injektionen markierten zahlreiche Zellen ipsilateral zwischen FPL und DLM und wenige ebenfalls ipsilateral im ventralen DLM, sowie kontralateral im ventralen Nucleus superficialis parvocellularis thalami (SPC) und im dorsalen Nucleus dorsolateralis anterior pars lateralis (DLLd) (Abb. 66). Der stark markierte Bereich ventral vom DLM erstreckte sich über eine rostrocaudale Länge von ca. 1mm zwischen den Atlas-Koordinaten A 7.0 bis A 5.75, etwa von der rostralen Hälfte des Nucleus rotundus thalami (Rt) bis caudal zur

A



1 mm

B

C

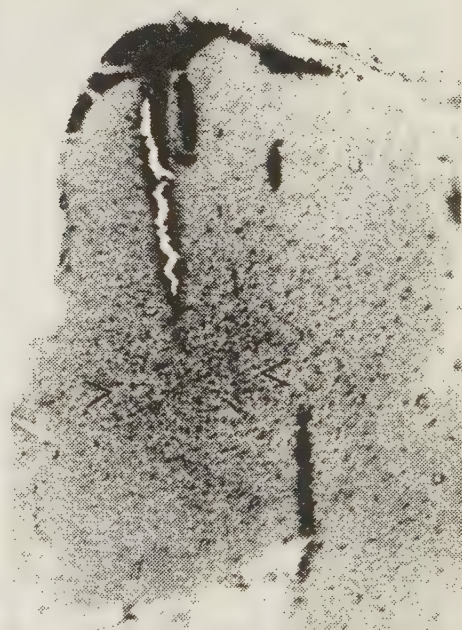
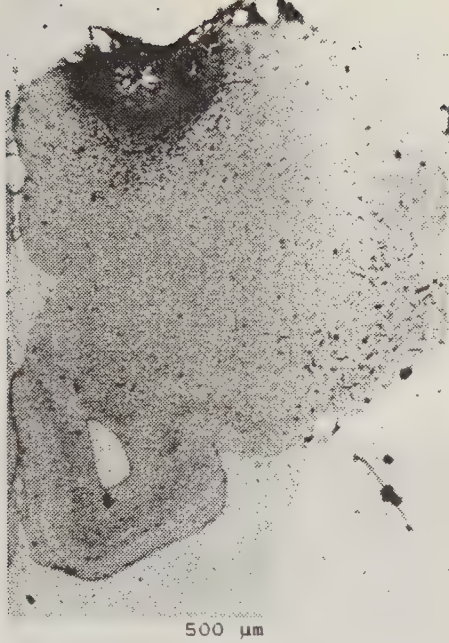
500 μ m250 μ m

Abb. 71: HRP-Injektionen ins rostrale Vorderhorn (Wulst). (A) kleine Injektion zentral im rostralen HA, Sagittalschnitt ca. 1 mm lateral der Mittellinie, (B) kleine Injektion weit rostral und zentral im HA, Frontalschnitt, (C) Ausschnittvergrößerung von B und (D) Injektion mehr caudal und dorsal im HA, Frontalschnitt.



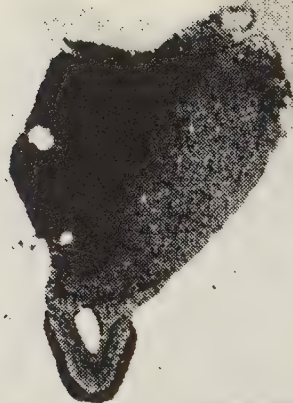
500 μ m

rostralen Hälfte des Ov. Im Frontalschnitt hatte der vordere Teil dieses Kerngebietes etwa die Form eines dicken, horizontal liegenden Bandes, welches eine leichte Schräglage von dorsomedial nach ventrolateral aufwies (Abb. 73A,B). Zum caudalen Ende kippte dieses Band in eine mehr ventromedial nach dorsolateral gelagerte Orientierung um (Abb. 73C,D). Der mediale Bereich weitete sich oft etwas nach oben und unten aus, so daß sich einerseits eine mehr dreieckige Erscheinung ergab, andererseits offenbar eine dorsale Separierung einer lockerer gepackten Zellgruppe von dem nach ventral abknickenden Band stattfand.

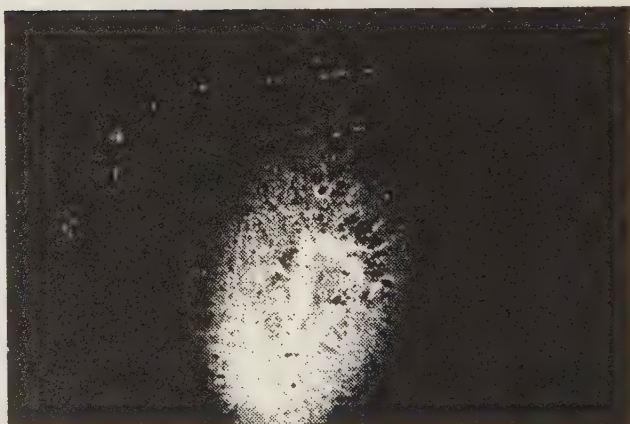
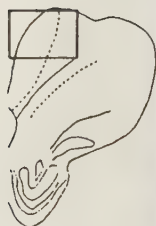
Nach dem Atlas von Karten und Hodos ('67) grenzt sich dieser Bereich nicht eindeutig vom DLM ab und auch DLL hat hier nach medial keine scharfe Grenze. Beim Huhn (Ehrlich und Mark, '84) und bei der Wachtel (Watanabe, '87) liegt dieses Gebiet in der sogenannten Zone A, die sich weitgehend mit dem ventralen DLL deckt. Von Karten et al. ('78) wurde dieser Bereich in einer Untersuchung bei der Eule allerdings als separates Kerngebiet mit somatosensorischer Repräsentation angesehen und mit Nucleus dorsalis intermedius ventralis anterior (DIVA) bezeichnet. Im weiteren soll diese Bezeichnung auch für die Taube verwendet werden.

A

1 mm



B

250 μ m

C

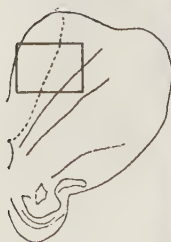
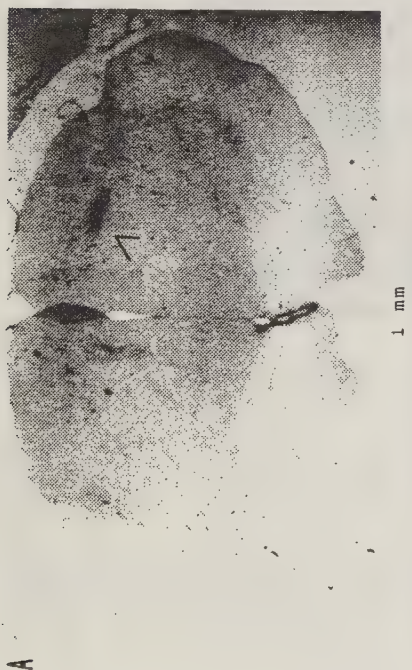
250 μ m

Abb. 72: (A) Große HRP-Injektion in den rostralen Wulst (HA/HIS/HD), (B) FB-Injektion und (C) RITC-Injektion im gleichen Experiment, FB-Injektion ca. 300 μ m weiter rostral als RITC-Injektion. Frontalschnitte (40 μ m).



250 μm

250 μm

Abb. 73: Retrograd markierte Zellen im DIVA nach HRP-Injektion in den rostralen Wulst. (A) markierte Zellen im rostralen DIVA und (B) Ausschnittvergrößerung von A, (C) markierte Zellen im caudalen DIVA und (D) Ausschnittvergrößerung von C. Frontalschnitte (40 μm).

Von den vier Doppelinjektionen mit den beiden Fluoreszenz-Farbstoffen FB und RITC wurde bei einer die caudalere RITC-Injektion unter elektrophysiologischer Kontrolle an eine Stelle des Wulstes gebracht, an der keine somatosensorischen mehr, aber bereits visuelle Reizantworten registriert werden konnten (ca. A12.5/L2.2/ bis T1.5), während die FB-Injektion voll im somatosensorischen Gebiet lag (ca. A14.25/L1.5/ bis T2) (Schema Abb. 67B). Im ipsilateralen vorderen Thalamus waren die FB-markierten Neurone in ihrer Lage deutlich von den RITC-markierten getrennt. Während letztere dorsal des Rt nur im DLL lagen, waren erstere auf den DIVA beschränkt. Die im DLL gelegene Zellgruppe zeigte ein dreieckiges bis rautenförmiges Erscheinungsbild mit einem dorsomedialen Zipfel, der wohl die laterale Grenze des DLM sichtbar machte (Abb. 74A,B). Kontralateral fanden sich beide Typen im SPC und dorsalen DLL, allerdings weniger zahlreich und, wie auf der anderen Seite, mehr RITC- als FB-markierte Zellen.

Lagen beide Injektionen im rostralen somatosensorischen Wulst, so war auf der gleichen Seite im Thalamus hauptsächlich der DIVA markiert. Die durch die stets weiter caudal gelegene RITC-Injektion markierten Zellen nahmen jedoch eine lateralere Lage ein und lagen zu einem Teil auch im angrenzenden DLL mit dorsaler Ausdehnung entlang des DLM. In Abbildung 75 sind die in einem dieser Experimente markierten FB- (75A,C) und RITC-Neurone (75B,D) gegenübergestellt. Im SPC und DLLd der anderen Seite waren in diesen 3 Fällen nur wenige Zellen retrograd markiert, deutlich weniger als bei Injektion ins optische Areal. Markierte SPC-Neurone sind in Abbildung 76 abgelichtet, und das Schema in Abbildung 67A faßt diese Experimente zusammen.

Sowohl nach HRP-, wie nach FB- und RITC-Injektionen fanden sich auch caudal im Vorderhirn, medial im NI und NC, retrograd markierte Zellen. Im vorderen Bereich, teils noch vor der Capsula interna occipitalis (CIO), teilte sich die Zellpopulation zwei Gruppen, von denen sich die eine ventral im NI entlang der LMD erstreckte, wohingegen die andere etwas weiter dorsal, und mehr kompakter, dicht unter der LH angesiedelt war. Letztere verlagerte sich caudalwärts entlang der LH weiter dorsal, wobei einige Zellen auch oberhalb der LH im HV lagen (Abb. 77A,B, Abb. 66 und 67A).

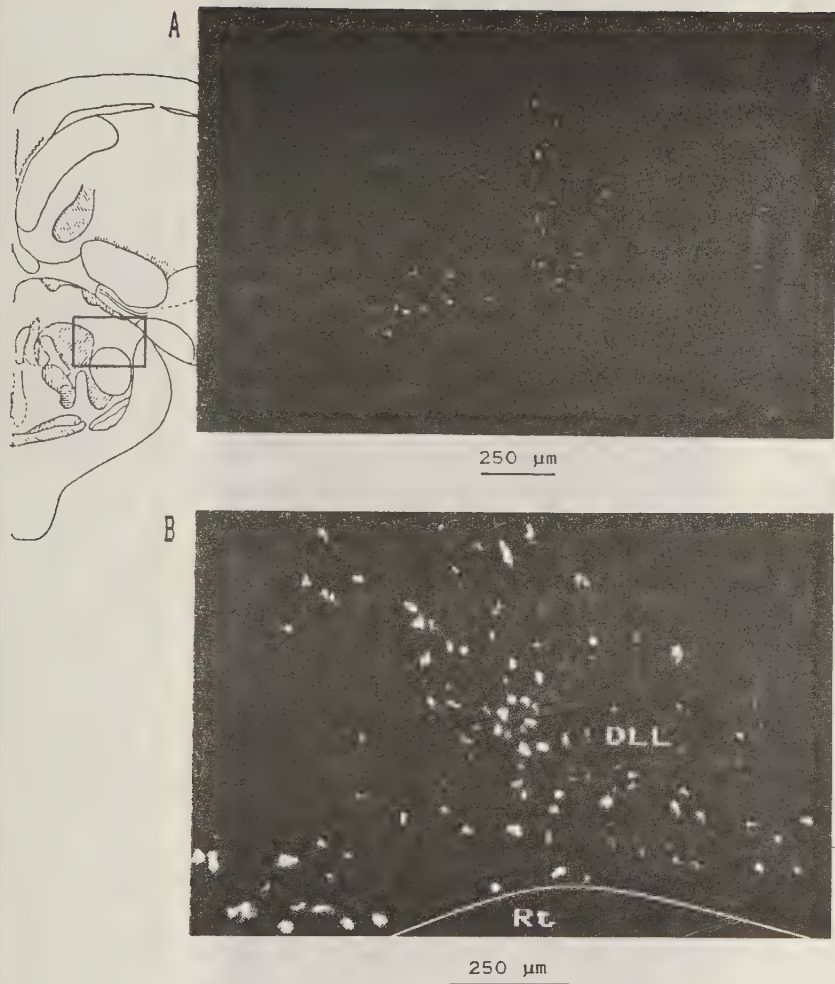
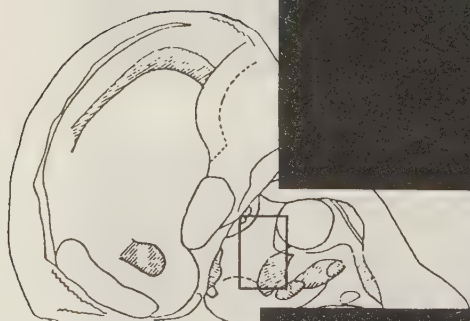


Abb. 74: (A) Retrograd markierte, fluoreszierende Zellen im DLL nach RITC-Injektion in den visuellen Wulst und (B) Ausschnittvergrößerung von A. Frontalschnitt (40 μm).



250 μ m

A



B



Abb. 75: Retrograd markierte, fluoreszierende Zellen im DIVA nach FB- (rostral) und RITC-Injektion (caudal) in den rostralen Wulst. (A) Filterung zur Betrachtung FB-markierter Zellen, (B) Filterung zur Betrachtung RITC-markierter Zellen, (C) Ausschnittvergrößerung von A, (D) Ausschnittvergrößerung von B. Bei FB-Filterung leuchten auch die RITC-Zellen schwach (keine Doppelmarkierung!). Frontalschnitte (40 μ m).

D



C



250 μm

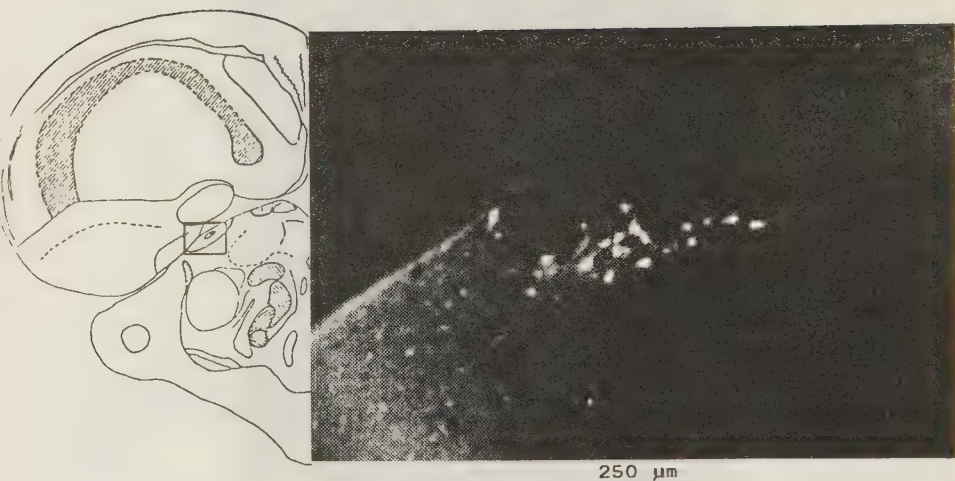
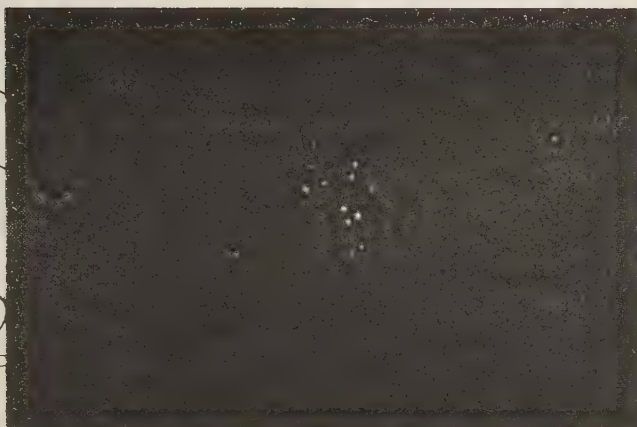


Abb. 76: Retrograd markierte, fluoreszierende Zellen kontralateral im SPC nach FB- und RITC-Injektion. Filterung zur Betrachtung FB-markierter Zellen, hell leuchtend FB-Zellen, schwach leuchtend RITC-Zellen. Frontalschnitt (40 µm).

Vor allem wenn die Injektion mediale Anteile des HA einschloß, befanden sich auch noch an anderen Stellen ipsilateral im Telenkephalon retrograde Markierungen: Vom Ort der Injektion bis einige Millimeter nach caudal waren markierte Zellen im HD und verstreut im medialen HA zu finden. Weiterhin lagen einige entlang der LH lateral im NF und im HVvv dorsal des Nucleus basalis prosencephali (Bas), und reichten caudalwärts bis zum Beginn des periektostriatalen Bereiches (Ep). Hinzu kamen noch wenige locker verteilt in der dorsolateralen Peripherie des NC liegende Neurone, mit einer leichten Konzentration einerseits caudal und dorsolateral des HV direkt unterhalb des Ventrikels und andererseits lateral vom Archistriatum.

Eine der FB-Injektionen nahm nicht nur das ganze HA und dorsolaterale Teile des HIS ein, sondern schloß auch den medialsten Bereich des kontralateralen HA mit ein (ca. A13.75 - A14.5). Zusätzlich zu den bereits genannten Markierungen war in diesem Fall

A

250 μ m

B

500 μ m

Abb. 77: Retrograd markierte Zellen im caudomedialen Neostriatum (A) nach FB-Injektion, (B) nach HRP-Injektion in den rostralen Wulst. Frontalschnitte (40 μ m).

auch die jeweils andere Seite im Gehirn markiert, allerdings, vor allem im Diencephalon und im caudalen Vorderhirn, deutlich geringer.

Von den HRP-Injektionen in den Wulst fiel eine Druckinjektion zu groß aus und erfaßte außer dem Wulst auch noch Teile des HV, NF und des Lobus parolfactorius (LPO) bis ca. 5mm caudal des Bulbus olfactorius (Nr.4 in Tabelle 7B). Stärker als bei kleineren Injektionen waren ipsilateral der gesamte DLL und kontralateral der SPC und DLLd markiert. Hinzu kamen ipsilateral gefärbte Neurone im den thalamischen Nuclei dorsomedialis anterior (DMA), DMP, SRT und im rostralen DLP. Außerhalb des Thalamus fanden sich noch Markierungen im dorsalen caudalen NC, im kontralateral gelegenen Archistriatum anterior (AA) und im Hirnstamm in der Area ventralis von Tsai (AVT) und in der Substantia grisea centralis (GCT).

Neben markierten Zellen waren zumeist bei HRP-Injektionen auch markierte Fasern zu sehen. Vom HA aus zogen die meisten dorsolateral durch das HIS in Richtung Vallecule und weiter lateral, ein kleinerer Teil richtete sich nach medial und ventral. In weiter caudalen Schnittebenen zeigte auch der FPL markierte Fasern. Füllte die Injektion größere Teile des medialen und ventralen HA aus, so waren angefärbte Fasern auch im Tractus septomesencephalicus (TSM) und im HD zu sehen, wo sie parallel zu den Laminæ einen dorsolateralen Kurs hatten.

3.2.2.3. Rostrales Neostriatum

Eine WGA-HRP-Injektion galt dem Bereich des frontalen Neostriatum (NF) und HVvv, in dem nach Injektionen in den Wulst retrograd markierte Zellen gefunden wurden (Nr.5, Tabelle 7B). Die Injektion lag jedoch zu weit caudal und betraf außer einem kleinen Teil des NF rostrale Abschnitte vom Ektostriatum (E) und PA. Weiterhin trat auch etwas Meerrettich-Peroxidase im Bereich der Einstichstelle aus und diffundierte bei ca. A 11 ins dorsolaterale HIS und HD. Angefärbte Zellkörper wurden rostral vor dem Ektostriatum im eigentlich beabsichtigten Zielgebiet gefunden und ansonsten im Vorderhirn nur noch in Teilen des dorsalen und ventralen Archistriatums der gleichen Seite. Im Thalamus waren

retrograde Markierungen im dorsomedialen Rt und angrenzenden Nucleus triangularis (T), sowie im caudalen DIVA/DLM bis rostro-ventralen DLP und mehr dorsal im DIP zu finden. Wenige Zellen fanden sich auch ganz lateral im DLL und im DMA.

3.2.2.4. Zusammenfassung Vorderhirn

Meerrettich-Peroxidase und Fluoreszenz-Farbstoff Injektionen in die somatosensorischen Gebiete des Vorderhirns der Taube ergaben einen unterschiedlichen afferenten Input aus dem Thalamus. Im hinteren Gebiet erhalten das NI und das NC eine recht schwache ipsilaterale Projektion nur vom Ov und DLPc. Zum vorderen Gebiet im rostralen Wulst, projiziert dagegen ipsilateral massiv der DIVA und kontralateral, in weitaus geringerem Ausmaß, der SPC und angrenzende DLLd. Die NI/NC Region projiziert weiter zum rostralen Wulst und in das dorsal vom NI und NC liegende mediale HV, welches keinen direkten thalamischen Input erhält, aber wiederum Afferenzen aus dem medialen HA des vorderen Gebietes bekommt. Intratelencephale Verbindungen bestehen außerdem in einer Projektion der basalen Schichten des Wulstes (HIS, HD) und der unterhalb liegenden Ebenen (NF, HVvv) zum vorderen somatosensorischen Repräsentationsgebiet in den oberen Schichten des Wulstes.

4. DISKUSSION

Die elektrophysiologischen und neuroanatomischen Untersuchungen am ZNS der Taube haben gezeigt, daß das somatosensorische System des Vogels mindestens zwei räumlich verschiedene Repräsentationen im Vorderhirn besitzt, daß diese getrennte afferente thalamische Verbindungen besitzen, und daß mehrere spinale Bahnen in unterschiedlichem Maße an der Informations-Übermittlung zum vorderen und hinteren telencephalen Areal beteiligt sind.

Mit der Registrierung zahlreicher Single- und Multi-Units konnte die Ausdehnung und Lage der zwei, bis dahin zwar bekannten, aber nicht genau eingegrenzten, telencephalen somatosensorischen Gebiete bestimmt werden. Demnach liegt das vordere Gebiet im rostralen Teil des Wulstes vor dem visuellen Zentrum. Es konzentriert sich dabei auf den lateralen Bereich des Hyperstriatum accessorium (HA) im Übergang zum Hyperstriatum intercalatus superior (HIS), und lockert zum medialen Teil des HA auf.

Das hintere Gebiet liegt medial im caudalen Telencephalon und nimmt das caudale Ende des Neostriatum intermedium (NI), rostro-ventrale bis caudodorsale Bereiche des caudal angrenzenden Neostriatum caudale (NC) und Teile des dorsal liegenden Hyperstriatum ventrale (HV) ein.

Die beiden somatosensorischen Gebiete zeigen deutliche Unterschiede in der Art der Verarbeitung peripherer Informationen. Die Neurone im rostralen Wulst erhalten offenbar fast ausschließlich somatische Signale und besitzen relativ kleine rezeptive Felder hauptsächlich auf der kontralateralen Körperbefiederung an Kopf, Hals, Nacken, Flugelaußenkante, Bein, Schwanz und Kloakenregion, sowie auch auf der Zehenventralseite. Die rezeptiven Felder sind somatotop in der Weise geordnet, daß senkrecht zur Gehirnoberfläche von dorsal nach ventral die Körperoberfläche von rostral nach caudal abgebildet ist, wobei der Halsbereich bis hin zum Bauch/Beinbereich überlappt.

Die Neurone im caudalen Areal sind zu einem großen Teil multimo-
dal und haben große rezeptive Felder, die oft die ganze kontrala-
terale und teils auch die ipsilaterale Körperhälfte einnehmen.
Bei größeren wie kleineren rezeptiven Feldern dominieren hier
Rücken und proximale Bereiche der Extremitäten, und eine somato-
topy Ordnung existiert nicht. Im Gegensatz zu Zellen im Wulst
reagieren Neurone des hinteren Gebietes bei der Kombination
zweier Reize gleicher oder unterschiedlicher Modalität häufig mit
einer Unterdrückung der später eintreffenden Antwort.

Ebenso unterschiedlich sind die Latenzzeiten und die Beteiligung
der im Rückenmark aufsteigenden Bahnen. Das Spektrum der Latenz-
zeiten ist im hinteren Gebiet weiter gestreut als im vorderen und
die frühesten Zellantworten sind bei elektrischer Reizung mit 6-8
ms im NI/NC 2-3 ms früher als im Wulst und mit bis zu 25 ms im HV
deutlich später. Während zum Wulst nur dorsale, und auf Ebene des
Rückenmarks noch ungekreuzte, Bahnen projizieren, laufen Erregun-
gen zum hinteren Areal über mehrere dorsale und ventrale und so-
wohl gekreuzte wie ungekreuzte Faserzüge. Dabei kommen Signale,
die lateral laufen, eher im hinteren Zielgebiet an, als solche,
die den Hinterstrang passieren.

Mit Injektionen neuronaler Tracer an zuvor elektrophysiologisch
charakterisierte Stellen im Vorderhirn konnte demonstriert wer-
den, daß die beiden somatosensorischen Gebiete einen unterschied-
lichen thalamischen Input erhalten. Nach vorne zum lateralen HA
projiziert hauptsächlich der N. dorsalis intermedius ventralis
anterior (DIVA), nach hinten ins NI und NC der caudale N. dorso-
lateralis posterior (DLPc) und der dorsolaterale Bereich des N.
ovoidalis (Ov). Im caudalen somatosensorischen Gebiet läßt sich
weiterhin, sowohl aufgrund der im HV längeren Latenzzeiten, als
auch anhand einer Projektion vom NI/NC ins HV, eine Unterteilung
in eine primäre Eingangsregion (NI/NC) und in sekundäre oder
höherwertige Strukturen (HV) vornehmen.

Tracer-Injektionen in den Bereich der Hinterstrangkern- und HRP-
Behandlungen durchtrennter spinaler Faserzüge gaben Aufschluß
über den Ursprung ascendierender Bahnen. Überwiegend sind es
Hinterhorn-Neurone, die den Ursprung zu weit aufwärts ziehenden
Bahnen geben. Neben einer primären Projektion in die dorsalen

Funiculi (DF), die von den Spinalganglien ausgeht, gibt es im DF eine postsynaptische Bahn, die ihren Ursprung in der Lamina IV der cervicalen Verdickung hat. Lumbale Lamina IV Neurone erreichen nicht höhere cervicale Ebenen. Marginalzellen der Lamina I projizieren bilateral im dorsolateralen Funiculus (DLF) mit einer ipsilateralen Dominanz in der cervicalen Intumeszenz (2:1). Ebenfalls in den DLF ziehen die Axone der Clarke'schen Proprio neurone und größtenteils auch die "Spinal Border Cells" der lateralen Lamina VII. Cervicale Neurone projizieren nur ipsilateral, lumbale kontralateral. Während auch noch andere Hinterhorn-Neurone der Laminae IV-VI in den DLF projizieren, bevorzugen die des Vorderhorns (Lamina VII und VIII) mehr ventrale Bereiche des lateralen Funiculus, cervical bilateral, lumbal mehr kontralateral.

4.1. Methodische Aspekte

Ein nicht unbedeutender Teil dieser Arbeit war neben der Gewinnung neurobiologischer Erkenntnisse auch dem methodischen Vorgehen gewidmet. Vorweg sollen daher einige Gesichtspunkte der Methodik diskutiert werden, die von besonderem Interesse sind. Dies ist vor allem der vom Computer gesteuerte automatische Messbetrieb, wie er in dieser Form wohl noch nicht angewendet wurde. Angesprochen werden weiterhin die Art der Reizung, die Ableitung am wachen Tier, und einige Betrachtungen bezüglich evozierter Zellantworten gegenüber Feldpotentialen, sowie, auch im Zusammenhang mit der anatomischen Seite, die Rückenmarksläsionen.

4.1.1. Automatische Ableitung

Außer der bereits üblichen Verwendung des Computers als präzises Messgerät zur Aufnahme zahlreicher, in kurzer Zeit anfallender Daten, wurde in dieser Arbeit der Versuch unternommen, die Durchforstung größerer Vorderhirnareale nach evozierten Zellantworten weitgehend zu automatisieren. Gerade der voluminöse, recht strukturarmer, caudale Bereich mit seinen großen Zellmassen bot sich für eine solche Methode an.

Der Computer-gesteuerte Messbetrieb hatte natürlich Vor- wie auch Nachteile. Zwei wesentliche Vorteile gegenüber der herkömmlichen Vorgehensweise waren zum einen der Zeitgewinn, und zum anderen die größere Objektivität. Beim automatischen Betrieb wurde die Ableit-Elektrode in 50 μm -Schritten vorgetrieben und an jedem Ort das volle Reizprogramm absolviert, ein konsequentes Vorgehen, wie es beim manuellen Betrieb meist nicht erfolgt. Auf diese Weise wurden bei 15 Versuchstieren und 226 Elektroden-Penetrationen mit durchschnittlich 50 Steps pro Penetration über 11000 Ableitorte im caudalen Vorderhirn untersucht, eine Zahl, die vom Experimentator in der gleichen Zeit und ohne Nachlassen der Konzentration nicht hätte erreicht werden können.

Die durch das Computerprogramm vorgenommene Unterscheidung von reizbezogenen und nicht reizbezogenen Zellantworten erwies sich als äußerst zuverlässig. Die Empfindlichkeit wurde so eingestellt, daß auch Neurone, die nicht stetig auf jeden Reiz antworteten, und dazu noch eine schwankende Latenzzeit hatten, erkannt wurden. Dies führte dann bei hoher oder burstartiger Grundaktivität öfters auch zu irrtümlich als positiv eingestuften Messungen, jedoch machten diese nur einen kleinen Teil aller Registrierungen aus und wurden bei der anschließenden Auswertung anhand der vorliegenden PST-Histogramm- oder Dotraster-Ausdrucke verworfen. Ohne eine solche Vorauswahl der Zellantworten während des Versuches müßten alle Registrierungen aufgezeichnet werden und es würde eine wesentlich größere Datenmenge anfallen.

Ein weiterer Vorteil lag darin, daß innerhalb dieser Zeit einerseits von jeder, als positiv beurteilten Messung, eine Original-Registrierung auf Magnetband aufgezeichnet werden konnte, und andererseits in Form eines graphischen Ausdruckes bereits ein Teil der Auswertung erfolgte.

Der Nachteil dieser Methode liegt sicherlich darin, daß für ein einzelnes Neuron nicht immer optimale Reiz- und Ableitbedingungen vorlagen. Da in diesem Fall nur eine getriggerte Reizung möglich war, war gerade bei der somatosensorischen Reizung die Auswahl der Reizmodalitäten begrenzt oder wäre mit hohem technischen Aufwand verbunden. Für die genauere Bestimmung rezeptiver Felder wurde deshalb der automatische Betrieb an interessanten Stellen

unterbrochen und von Hand gereizt. Einige Betrachtungen bezüglich der Reizung folgen im nächsten Abschnitt.

Ein weiterer Nachteil der automatischen Registrierung kann der schrittweise Elektrodevortrieb sein, wenn eine zu große Schrittweite gewählt wird. Bei manueller Technik kann ein Neuron bis zur optimalen Spike-Registrierung in kleinen Schritten angefahren werden. Eine Optimierung der Automatik in dieser Hinsicht wäre im allgemeinen zu aufwendig und wohl nur in Einzelfällen nötig. Eine Schrittweite von 50 μm erwies sich als brauchbar, da häufig ein Neuron bei aufeinander folgenden Positionen registriert werden konnte, wenn auch mit deutlich unterschiedlicher Spikehöhe. Je nach Soma- oder Dendritenbaum-Größe muß hierfür ein geeignetes Schrittintervall gefunden werden.

4.1.2. Reizung

Wie bereits angesprochen, wurden für die cutane Reizung unterschiedliche Reizformen gewählt, die je nach Notwendigkeit angewandt wurden.

Die elektrische Reizung bietet die einfachste Form getriggert zu reizen und damit reizbezogene neuronale Aktivität zeitlich festhalten zu können. Es können über längere Zeit stabile Reizbedingungen bewahrt werden und es sind exakte Latenzzeit-Bestimmungen möglich. In überschwelliger Form gegeben können unabhängig vom Rezeptortyp alle peripheren Axone erregt werden. Bei gleichzeitiger Reizung aller Fasertypen ist allerdings nicht auszuschließen, daß es innerhalb von nachgeschalteten Relaykernen zu inhibitorischer Verringerung oder Auslöschung von Erregungsabläufen einzelner aufsteigender Bahnen kommt, da es sich hier um einen unnatürlichen Reiz mit undefinierbarer Empfindung des Tieres handelt.

Um einen Vergleich mit einer natürlichen Reizung zu haben, wurden deshalb auch Federbewegungen durch gezielte Luftstöße ausgeführt. Die hierdurch evozierten Feldpotentiale zeigten jedoch bis auf die Latenzzeit keinen deutlichen Unterschied zu den elektrisch ausgelösten, und Zellantworten konnten ebenfalls an ein und demselben Neuron durch beide Reizformen bewirkt werden.

Diese beiden Formen der getriggerten Reizgabe waren für die automatische Registrierung notwendig und boten zudem die Möglichkeit, bei Läsionen der aufsteigenden Bahnen im Rückenmark die Veränderungen der evozierten Antworten anhand ihrer Latenzzeit zu beurteilen. Für eine Größen-Bestimmung rezeptiver Felder war diese Reizgabe nur bedingt geeignet und wurde deshalb mit manueller mechanischer Reizung ergänzt.

Die Federbewegung als mechanischer Reiz wurde gewählt, da die Befiederung am ehesten einen taktilen Bezug zur Umwelt hat und somit eine somatosensorische Repräsentation im Vorderhirn vermuten läßt. Weiterhin ist Grund zu der Annahme gegeben, daß nur schnell adaptierende Mechanorezeptoren wie beim Säuger über dicke Fasern in den Hinterstrang projizieren, und somit zu frühen Zellantworten im Vorderhirn führen.

4.1.3. Ableitung am wachen Tier - Narkose-Effekt

Gerade wenn die Orte der Aktivitäts-Messung niedere Bereiche der zentralnervösen Informationsverarbeitung übersteigen, also im Bereich telencephaler Repräsentations- oder Assoziations-Areale angesiedelt sind, ist die Wirkung von Narkotika nicht zu vernachlässigen. Anhand eigener Untersuchungen wurde festgestellt, daß sowohl unter Halothan-, als auch unter Urethan-Anästhesie, die Amplitude evozierter Feldpotentiale wesentlich geringer war und deren Latenz deutlich zunahm. Ebenso war auch die Zellaktivität beim narkotisierten Tier verändert. Die Spontanaktivität war deutlich geringer und nur wenige Zellen konnten gefunden werden, die evozierte Antworten äußerten. Diese an der Taube gemachten Beobachtungen wurden zum Teil auch bei der Ratte festgestellt. Neurone im SI-Cortex zeigten unter Halothan-Narkose eine niedrigere Spontanaktivität, eine Verminderung ihrer evozierten exzitatorischen Aktivität und eine Zunahme hemmender Prozesse (Chapin et al., '81). Ebenfalls bei der Ratte evozierte akustische oder optische Feldpotentiale wurden mit ansteigender Halothan-Dosis in den primären Cortexarealen reduziert, in den thalamischen Relaykernen dagegen nicht (Rabe et al., '80). Das verwendete Luft-Halothan-Gemisch von 0.5 - 2.0 Vol-% war auch die effektive Dosis bei der Taube.

Ableitungen am wachen Versuchstier in Verbindung mit einer Stereotaktik sind allerdings nicht ganz unproblematisch. Die Taube mußte so gelagert werden, daß sie sich nicht durch Bewegungen verletzen, bzw. die Apparatur beschädigen konnte. Außerdem war es für die Luftstoß-Reizung nötig, daß das Tier seine Stellung möglichst nicht ändern konnte. Dies konnte schmerz- und medikamentfrei erreicht werden, indem Flügel und Beine mit Stoffstreifen zusammengebunden wurden (siehe Methode). Zudem war durch die Lagerung sichergestellt, daß das Versuchstier nicht in seinen Fäkalien liegen konnte. Die Mehrzahl der Tiere ließ die apparative Einengung und die Reizung ruhig über sich ergehen und zeigte nur Unruhe bei Annäherung einer Person oder bei manueller Reizung. Meistens befanden sich die Tiere in einem "Drowsy"-Zustand.

4.1.4. Evozierte Feldpotentiale versus Zellantworten

Zum Thema Ableitung von evozierten neuronalen Antworten soll hier auch kurz auf die Nützlichkeit und Aussagekraft von Feldpotentialen und Zellantworten eingegangen werden.

Evozierte Feldpotentiale sind zwar leicht zu registrieren, sind aber schwer zu interpretieren, da sie je nach Größe der Elektroden spitze die neuronale Aktivität über einen mehr oder weniger weiten Bereich in quasi integrierter Form darstellen. Erregende wie hemmende Prozesse überlagern sich dabei, lassen sich schlecht voneinander trennen und erlauben daher nur eingeschränkt die Bestimmung von Latenzzeiten einzelner Abschnitte. Die genauen Ursachen für die Entstehung eines Feldpotentials sind nicht bekannt, jedoch geht man davon aus, daß Zellaktivitäten erregender Art in ihrer direkten Umgebung ein negatives Potential erzeugen bzw. eine Senke bei der "Current Source Density" Methode, und sich in einiger Entfernung davon das Potential ins positive kehrt, was einer Quelle entspricht (Stevens, '69; Nicholson und Llinas, '75; Nicholson und Freeman, '75; Mitzdorf, '85). Eine neuronale Hemmung könnte demnach die umgekehrten Verhältnisse schaffen. Eine eindeutige Interpretation der Feldpotentiale ist daher nur dann möglich, wenn die Position der Elektroden spitze in Bezug auf die responsive Stelle genau bekannt ist. Anhand eigener Untersuchungen konnte festgestellt werden, daß bei Benutzung von Glaskapillar-Elektroden ein negatives Potential stets dann am

größten war, wenn sich die Elektrode im Zentrum einer responsiven Zellgruppe befand. Dieses war immer der Fall im Wulst und in einigen, meist ventralen, Regionen des caudalen Gebietes. Im letzteren konnten in dorsaleren Regionen (HV) oft trotz Zellantworten auch positive Potentiale gefunden werden. Spike-Entladungen am Orte maximaler Feldpotentiale sowohl negativer, als auch positiver Polarität, konnten auch von Kulics und Cauller ('86) bei Verwendung von Multi-Mikroelektroden im postzentralen Gyrus des Affen beobachtet werden.

Für die im HV bei positivem Potential gefundene Zellaktivität gäbe es zwei mögliche Ursachen: Da die responsiven Neurone im HV locker verteilt sind, entsteht bei Erregung keine konkrete Senke (nur Minisenken pro Zelle), so daß die Elektrodenspitze immer als erregungsfern betrachtet werden muß, und daher ein positives Potential empfängt. Da das Potential in diesem Fall aber recht klein sein müßte, kommt wohl eher eine andere Möglichkeit in Betracht. Im HV finden überwiegend hemmende Aktivitäten statt, die nur aufgrund der geringen Spontanaktivität auf Zellebene extrazellulär schlecht auszumachen sind, und nur vereinzelt Zellantworten als Erregung zulassen. Ein Hinweis dafür ist die Häufigkeit GABA-erger Neurone in diesem Gebiet (Müller, '85; Müller und Scheich, '87) und die Beobachtung, daß Kombinationsreize hemmende Wirkung haben. Um die tatsächliche Antwortcharakteristik einer unbekannten Zellpopulation und deren genaue Lokalisation zu bestimmen sind daher Single- oder Multi-Unit-Registrierungen nötig, im besten Fall intrazellulär.

Die Erfassung der Zellaktivität eines größeren Bereiches mittels der Feldpotentiale hat allerdings auch seine Vorteile, wenn Änderungen in der zentralnervösen Informationsverarbeitung festgestellt werden sollen, wie dies bei der medizinischen Diagnose von ZNS-Schäden oder pharmakologischen Wirkungen der Fall ist. Bei den eigenen Untersuchungen wurden gerade die Feldpotentiale zur Beurteilung der Auswirkungen von Rückenmarks-Läsionen oder multimodaler Reizung betrachtet, weil Beobachtungen an einer Zelle nicht unbedingt repräsentativ für die gesamte Population sein müssen.

4.1.5. Läsionen und HRP-Applikation Rückenmark

Fast alle Läsionen wurden im oberen cervicalen Bereich (C4) gesetzt. Dieser Ort wurde gewählt, weil die Wahrscheinlichkeit, daß dort Axone von den Intumeszentien enden, am geringsten ist. Zum einen durften hier die meisten primären Afferenzen, bis auf die der Hinterstrangbahn, bereits in der grauen Substanz terminiert haben, und zum anderen sind die Relaykerne des Hirnstamms noch weit genug rostral. Weiterhin hat die graue Substanz hier ihren kleinsten Querschnitt, und über Umschaltstationen in diesem Bereich gibt es keinen Hinweis in der Literatur (Huber, '36; van den Akker, '70).

Wie von Mesulam ('82) beschrieben, nehmen nur verletzte Axone die Meerrettich-Peroxidase auf, intakte Fasern, die durch eine Injektionsstelle laufen, sind nicht in der Lage, größere Mengen des Tracers aufzunehmen. Aus diesem Grund kann bei Feststellung des durchtrennten Bereiches der weißen Substanz recht gut beurteilt werden, welche Bahnen markiert wurden. Das spätere Bestimmen des Läsionsausmaßes im histologischen Präparat wurde etwas dadurch erschwert, daß nach 1-2 Tagen Überlebenszeit das Rückenmark durch den Duraeinschnitt herausgequollen war. Die herausgequollenen Teile schienen jedoch intakt zu sein, was sich anhand von markierten Axonen bei Versuchen mit Injektionen in die Medulla bestätigte.

4.2. Vorderhirn - Thalamus

Die elektrophysiologischen und anatomischen Befunde dieser Arbeit haben zum ersten mal für eine Spezies der Vögel gezeigt, daß es in dessen Vorderhirn zwei Gebiete somatosensorischer Repräsentation gibt, die recht unterschiedliche Eigenschaften bezüglich ihres strukturellen Aufbaus, ihrer neuronalen Informationsverarbeitung und ihres afferenten Zustroms besitzen.

4.2.1. Lokalisation, Struktur und Verbindungen

4.2.1.1. Rostrales Gebiet

Lokalisation und Struktur

Das responsive Gebiet im rostralen Wulst bildet ein schmales rostrocaudales Band, welches im Hyperstriatum accessorium (HA) vor dem visuellen Gebiet angesiedelt ist, und hier hauptsächlich den dorsolateralen Teil einnimmt. Dieser Bereich stellt offenbar eine vom übrigen HA separate Zellpopulation dar, die von Karten 1973 als Nucleus intercalatus hyperstriati accessorii (IHA) bezeichnet wurde. Dieser Bereich erwies sich als Eingangsregion thalamischer Efferenzen sowohl für den visuellen Teil des Wulstes (Karten et al., '73; Miceli et al., '79), wie auch für den somatosensorischen Teil (Wild, '87b).

Die Lage dieses, durch die Lokalisation responsiver Neurone definierten Gebietes, weicht etwas von der Vorstellung von Delius und Bennetto ('72) ab, die es aufgrund der Ableitung evozierter Feldpotentiale im Hyperstriatum intercalatus superior (HIS) ansiedelten. Die dagegen von Wild ('87b) beschriebenen Ableitorte decken sich recht genau mit den eigenen Befunden.

So wie das thalamische Projektionsfeld seine stärkste Konzentration im IHA aufwies und zum medialen HA dünner wurde, so war auch die Zahl der markierten Neurone im DIVA nach kleinen Injektionen ins mediale HA wesentlich geringer, als nach Injektionen in die Gegend des IHA. Wie im visuellen Wulst, so scheint auch im rostralen somatosensorischen Abschnitt der IHA und teilweise auch das übrige HA die sensorische Eingangsebene darstellen.

Thalamische Verbindungen

Der DIVA stellt offenbar die eigentliche Quelle thalamischer somatosensorischer Efferenzen zum rostralen Wulst dar. Sowohl bei kleinen, wie auch bei großen Injektionen ins somatosensorische Areal waren hier die meisten retrograd markierten Neurone zu finden. Auch aus anatomischen Untersuchungen von Wild ('87b) geht hervor, daß der DIVA maßgeblich an der Projektion zum vorderen

Wulst beteiligt ist. Der DIVA wurde erstmals von Karten et al. ('78) bei der Eule als Rezipient somatosensorischer Information genannt und wurde auch bei der Taube als solcher beschrieben (Wild, '87b). Der thalamische Bereich, der dem DIVA entspricht, erhält sowohl einen spinalen Input (Karten, '63; Karten und Revzin, '66), der aber offenbar nicht sehr ausgeprägt ist (Wild, '83a; Necker, '87), als auch einen weiteren von den Hinterstrangkernen (DCN) und dem N. cuneatus externus (CE) (Wild, '83a,b).

Die übrigen Projektionen von SPC, DLL und DLM zum anterioren Wulst sind deutlich schwächer dimensioniert und gehören wahrscheinlich anderen Systemen an.

Der SPC und der angrenzende DLP wurden von Delius und Bennetto ('72) als Ausgangspunkte somatosensorischer Projektionen zum Vorderhirn angesehen, zum Teil lagen hier die Ableitorte aber auch im Bereich des DLA und des Ov. Wild ('87b) hingegen fand somatosensorische Antworten ausschließlich im caudalen Teil des DLP und im DIVA, nicht dagegen im darüberliegenden rostralen DLP und SPC. Projektionen des lemniscalen System zum SPC sind zwar nicht bekannt, jedoch erhält der SPC einen spinalen Input (Karten und Revzin, '66). Dem SPC kommt unter den thalamischen Relaykernen wohl eher eine multimodale Funktion zu, da es auch Hinweise dafür gibt, daß er im visuellen System involviert ist. Der SPC erhält einen, wenn auch schwachen, retinalen Input (Miceli et al, '79) und projiziert bilateral hauptsächlich zum visuellen Wulst (Hunt und Webster, '72; Nixdorf und Bischof, '82; Bagnoli und Burkhalter, '83). Auch von Wild ('87b), sowie von Miceli und Reperant ('82, '85), wurde die Projektion des SPC auf mehr caudale Bereiche des Wulstes beschränkt. Elektrophysiologische Untersuchungen des SPC haben ebenfalls eine Verarbeitung optischer Signale demonstriert (Pettigrew und Konishi, '76; Maxwell und Granda, '79). Berücksichtigt man zudem die nach HA-Injektionen recht geringe Anzahl markierter Neurone im SPC im Vergleich zu dessen großer rostrocaudaler Ausdehnung, so kann diesem keine große Rolle im Hinblick auf eine spezifische somatosensorische Informations-Verarbeitung zugemessen werden.

Der dorsale Teil des DLL, in dem nur kontralateral wenige markierte Neurone gefunden wurden, ist eine Untereinheit des N. opticus principalis thalami (OPT), erhält ebenfalls retinalen Input und projiziert zum visuellen Wulst (Karten et al., '73; Miceli et al., '79). Über afferente somatosensorische Verbindungen ist nichts bekannt.

Über den DLM, der dorsal dem DIVA anliegt, ist nur wenig bekannt. Er gehört nicht mehr zum OPT-Komplex und besitzt ebenso wie der DMA eine diffuse Projektion zum Wulst, die hauptsächlich im HD endet und sich nicht mit den Projektionen des OPT-Komplexes deckt (Karten et al., '73). Weitere Verbindungen bestehen zum Hippocampus und zum parahippocampalen Gebiet und stellen somit eine Beziehung zum limbischen System her (Casini et al., '86).

Intratelencephale Verbindungen

Das rostrale somatosensorische Gebiet erhält im wesentlichen drei intratelencephale Projektionen: eine aus der Eingangsebene des caudalen somatosensorischen Gebietes (NI/NC), eine aus dem frontalen Neostriatum (NF) und angrenzendem HVvv und eine aus den ventralen Schichten des Wulstes (HIS,HD).

Die Lage der im NI und NC markierten Zellen entspricht recht genau den elektrophysiologisch identifizierten Lokalisationen früher Zellantworten. Sie bilden zwei Gruppen, von denen eine ventrolateral und rostral der CIO liegt, während sich die andere, weiter caudal und dorsal beginnend, direkt unterhalb der Lamina hyperstriatica (LH) nach caudal ins NC erstreckt. Die Lage dieser beiden Zellpopulationen deckt sich mit dem von Wild ('87a) beschriebenen Terminalfeld des DLP, welches ebenfalls zwei Kompartimente bildet, wovon das dorsale weiter nach caudal reicht.

Weitere neostriatale Afferenzen zum rostralen Wulst kommen aus Teilen des NF, die dorsal des N. basalis prosencephali (Bas) und kurz vor dem periektostriatalen Band (Ep) liegen. Wie im caudalen Gebiet lagen wenige Neurone auch oberhalb der LH. Feldpotential-Registrierungen von Felix und Roesch ('86) zeigten, daß das NF dem trigeminalen System angeschlossen ist und in enger Verbindung mit dem Bas steht. Außer dieser elektrophysiologischen Studie

gibt es zahlreiche anatomische Untersuchungen, die die Projektion des trigeminalen sensorischen Hauptkerns (PrV) zum Vorderhirn, sowie die intratelencephalen Verbindungen der am trigeminalen System beteiligten Strukturen demonstrierten (Dubbeldam et al., '81; Wild et al., '84, '85; Schall et al., '86). Demnach besteht eine Projektion vom PrV zum Bas, von dort zum NF und von diesem zum NC und Teilen des Archistriatum, womit sich über Efferenzen des Archistriatum zu motorischen Nuclei ein sensorimotorischer Kreis ergibt. Eine reziproke Verbindung besteht außerdem zwischen NF und dem darüberliegenden HV. Auf eine efferente Verbindung des NF zum rostralen Wulst wurde bisher nicht hingewiesen. Vielleicht wurde sie bisher nicht gefunden, da sie nicht sehr ausgeprägt ist und offensichtlich nur zu ganz rostral gelegenen Partien des Wulstes besteht. Im Wulst evozierte Zell- und Feldpotential-Registrierungen nach mechanischer Reizung von Schnabel oder Kopf deuten ebenfalls auf eine Verbindung zum trigeminalen System hin.

Die ventralen Schichten des Wulstes (HIS, HD) stellen die dritte afferente Quelle zum vorderen somatosensorischen Repräsentations-Areal dar. Sie erhalten keinen, oder nur einen schwachen, direkten thalamischen Zustrom von den spezifischen visuellen Relaystationen (Karten et al., '73) oder vom DIVA (Wild, '87b). Sie sind dagegen das Projektionsziel zahlreicher anderer, sensorisch unspezifischer Gehirnregionen. Afferente Verbindungen wurden bisher zum Locus coeruleus (Kitt und Brauth, '86a), zum nigralen Komplex mit der Area ventralis von Tsai (AVT) und dem N. tegmenti pendunculo-pontinus, pars compacta (TPC) (Kitt und Brauth, '86b), zum Hypothalamus (Berk und Hawkin, '85), zur hippocampalen (Hp) und parahippocampalen (APH) Region des Vorderhirns (Berk und Hawkin, '85; Casini et al., '86) und zu den Nuclei dorsolateralis medialis (DLM) und dorsomedialis anterior thalami (DMA) (Karten et al., '73) nachgewiesen. Das HD seinerseits projiziert wiederum zurück zum Hp und zur APH (Casini et al., '86).

Aufgrund der retrograd markierten Zellen im HD, die sich ausgehend von HA-Injektionen bis zu einigen Millimetern nach caudal hinzogen, ist eine weitere intratelencephale Verbindung dieser Zellschicht zum HA gegeben. Von Reiner und Karten ('83) wurde in einer Studie, die sich mit der efferenten Projektion des Wulstes beschäftigte, bereits darauf hingewiesen, daß die tiefen Schich-

ten des Wulstes (HIS, HD), aufgrund dessen im Vergleich zum Säugercortex offensichtlich inversen Aufbaus, eine Quelle intratelencephaler Verbindungen sein könnten.

Efferente Verbindungen

Wie größere Injektionen ins caudale Telencephalon ergaben, endet eine schwach ausgeprägte efferente Projektion des rostralen HA in hyperstriatalen Bereichen des hinteren Gebietes. Miceli et al. ('79) fanden nach Läsionen im visuellen Areal mit der Fink-Heimer Präparation degenerierte Fasern, die ins HV zogen, konnten aber keine Terminalen finden. Demnach scheint es sowohl vom somatosensorischen wie vom visuellen Wulst aus keine bedeutende Projektion zum HV zu geben.

Bis zu subtelencephalen Gehirnstrukturen reichende Projektionen des Wulstes sind dagegen wesentlich massiver und nehmen ihren Weg über den Tractus septomesencephalicus (TSM). Für den anterioren und posterioren Wulst ergeben sich deutliche Unterschiede bezüglich der Projektionsziele. Efferenzen des visuellen Teils terminieren überwiegend in den Untereinheiten des OPT, im ventralen Teil des lateralen geniculären Nucleus, in prätectalen Regionen und in den tiefen Schichten des Tectums (Karten et al., '73; Miceli et al., '79). Die sich im basalen Zweig des TSM absondernden Efferenzen des vorderen Wulstes haben dagegen andere Ziele. Ein Teil zieht zum Nucleus ruber und zur medialen großzelligen Formatio reticularis des Rhombencephalons, der größere Teil dagegen kreuzt im Bereich der bulbo-spinalen Grenze und zieht im kontralateralen dorsalen Funiculus caudalwärts (Karten, '71). Laut Karten weist diese Projektion große Ähnlichkeit mit der pyramidalen Bahn des Säugers auf. In einer neueren Arbeit wurde mit HRP-Injektion in den TSM und retrogradem Transport der Ursprung dieser Trakte demonstriert (Reiner und Karten, '83). Er entspringt sowohl im visuellen wie auch im somatosensorischen Teil nur dem medialen HA und nicht dem kleinzelligen und kompakteren IHA. Folglich liegt hier der sensorischen Eingangsschicht (IHA) direkt eine motorische Schicht an, so daß der anteriore Wulst als sensorimotorisches Zentrum anzusehen ist.

4.2.1.2. Caudales Gebiet

Lokalisation und Struktur

Das zweite Zielgebiet somatosensorischer Information nimmt ein größeres Areal im medialen caudalen Teil des Vorderhirns ein. Es erstreckt sich dabei über drei Untereinheiten der als "Dorsal Ventricular Ridge" (DVR) bezeichneten Zellmassen, die sich dorsal der Basalganglien erstrecken und den Ventrikel von lateral einengen. Eine zusammenfassende anatomische Beschreibung des DVR bei Reptilien und Vögeln wurde von Ułinski ('83) in ausführlicher Form vorgenommen.

Im caudalen Teil des Neostriatum intermedium (NI) und im angrenzenden rostroventralen Neostriatum caudale (NC) lagen die registrierten Zellen dichter beieinander als im weiter dorsalen NC und im Hyperstriatum ventrale (HV) oberhalb der Lamina hyperstriatica, wo sie um so dünner verteilt waren, je weiter sie von der LH entfernt waren. Da sich die Latenzzeiten der Zellantworten in gleicher Weise orientieren, die kürzesten ventral im NI/NC und die längsten im HV, scheint es sich hierbei nicht um ein uniformes Projektionsgebiet zu handeln wie im Wulst. Auch die sehr komplexen, aus mehreren Komponenten zusammengesetzten, Feldpotentiale lassen vermuten, daß hier aufeinanderfolgende Verarbeitungsschritte ablaufen oder ein multipler Input vorliegt.

Die HRP-Injektionen haben gezeigt, daß eine Projektion vom NI und NC über die LH hinaus zum HV besteht, eine reziproke Verbindung dagegen nicht. Da dieser Bereich des HV offenbar keinen direkten thalamischen Input erhält, kann ähnlich wie im caudal angrenzenden akustischen Feld L eine Differenzierung in eine primäre Eingangsregion (NI/NC) und eine nachgeschaltete Sekundär- oder Tertiärregion (NC dors., HV) vorgenommen werden.

In früheren Untersuchungen wurden nur das NC und das HV als Generator für somatisch evozierte Feldpotentiale angesehen (Erulkar, '55; Adamo und King, '67; Delius und Bennetto, '72). Erst kürzlich wurde auch das NI von Wild ('87b) mit einbezogen, jedoch scheint die somatosensorische Repräsentation noch weiter nach rostral zu reichen (bis ca. A8.5), als bisher angenommen (A7.5).

Da sich die primäre Eingangsregion offenbar vom caudalen NI ins angrenzende NC erstreckt, stellt sich an diesem Punkt die Frage, ob hier überhaupt eine Trennung des Neostriatums in verschiedene Zellpopulationen anhand räumlich-anatomischer Gesichtspunkte vorzunehmen ist. Zieht man elektrophysiologische und anatomische Befunde zum akustischen und visuellen striatalen System hinzu, so erweisen sich medial gelegene neostriatale Abschnitte als das eigentliche Eingangsgebiet thalamischer Efferenzen zusammen mit dem etwas separierten, rostral gelegenen, Ektostriatum als visuellem Primärgebiet. Dem rostralen ebenfalls visuellen NI folgt dann nach caudal das somatosensorische und abschließend entlang der Lamina hyperstriatica ansteigend das primäre akustische Zentrum, Feld L (L2). Mit Tracer-Injektionen in die dorsalen Thalamuskern wurde nachgewiesen, daß die Projektionsareale vom rostralen DLP, DIP und DMP hauptsächlich im NI liegen (Kitt und Brauth, '82; Gamlin und Cohen, '86) und daß der caudale Teil des DLP (DLPC) mehr ins caudale NI und angrenzende NC projiziert (Wild, '87b). Das darüberliegende HV wurde davon nur geringfügig betroffen. Unveröffentlichte Befunde von Necker ergaben nach WGA-HRP Injektionen, die den gesamten DLP und Teile der angrenzenden Bereiche umfaßten, ebenfalls anterograd markierte Terminalen, die sich kontinuierlich vom medialen NI unterhalb der LH bis ins NC erstreckten.

Das von Wild ('87a,b) beschriebene Projektionsfeld des DLPC differenziert sich wie bereits erwähnt im Umfeld der Capsula interna occipitalis (CIO) in zwei Bereiche. Die von ihm beschriebene Lage des mehr medial und ventral gelegenen Teils deckt sich gut mit den Koordinaten der in dieser Untersuchung gefundenen frühesten Zellantworten. Möglicherweise projizieren unterschiedliche Zellpopulationen des DLP mit unterschiedlichem spinalen oder bulbärem Input zu dem einen oder anderen Areal.

Thalamische Verbindungen

Da nach kleinen Injektionen in somatosensorisch responsive Stellen des NI/NC-Bereichs immer nur im DLPC und in der dorsolateralen Ecke des Ov relativ wenige Zellen markiert waren, scheinen diese beiden thalamischen Strukturen die einzige Quelle somatosensorischer Afferenzen des hinteren Gebietes zu sein.

Der DLP ist schon seit längerem ein Kandidat für ein somatosensorisches Relay zum Telencephalon (Delius und Bennetto, '72), wurde jedoch erst kürzlich mit Single-Unit Ableitungen genauer untersucht (Korzeniewska, '87). Nach dieser Studie antworteten bei der narkotisierten Taube 72% der abgeleiteten Neurone auf elektrische oder mechanische Reizung mit einer Latenz von 7-20 ms. Diese hatten große receptive Felder, die oft die ganze kontralaterale und teils auch die ipsilaterale Körperoberfläche, sowie Kopfhaut und Schnabel einschlossen. Nach mündlicher Mitteilung lagen diese Zellen überwiegend im caudalen DLP. Ungefähr 40% der somatosensorischen Neurone wurde auch durch Reize anderer Modalität erregt. Auf optische Reizung antworteten insgesamt 47% der Zellen und auf akustische 17%. Jeweils die Hälfte von diesen erwies sich ebenfalls als multimodal und antwortete auch auf somatische Reizung. Eine afferente Verbindung des DLP besteht sowohl zu den Hinterstrang-Kernen und dem CE, als auch in geringerem Ausmaß direkt zum Rückenmark (Karten, '63; Karten und Revzin, '66; Zecha, '66; Wild, '83a,b), sowie zusätzlich zum optischen Tectum (Hunt und Künzle, '76; Gamlin und Cohen, '86). Die Quellen auditorischer Projektionen zum DLP sind bisher nicht nachgewiesen. Obwohl der DLP überwiegend somatosensorische Information verarbeitet, so kann er doch aufgrund des recht hohen Anteils multimodaler Neurone und der spärlichen Projektion zum somatosensorischen NI/NC nicht als ein spezifischer Relaykern im somatosensorischen System angesehen werden.

Obwohl kleine HRP-Injektionen nicht direkt im akustischen Projektionsfeld (Feld L) des N. ovoidalis (Ov) lagen, waren doch fast immer einige Zellen in seiner dorsolateralen Ecke markiert. Der Ov ist eine bedeutende und gut untersuchte akustische Relaystation zum caudalen Telencephalon (Karten, '68; Bonke et al., '79). Wie eine elektrophysiologische Untersuchung des Ov beim Star zeigte, unterscheidet sich dieser Bereich vom übrigen Ov, indem er nicht dessen tonotoper Ordnung folgt (Bigalke-Kunz et al., '87). Leider wurden auch bei früheren Zellableitungen aus dem Ov (Biederman-Thorson, '70) keine somatischen Reize getestet, so daß sich über die Rolle des Ov im somatosensorischen System keine sichere Aussage treffen läßt. Allerdings wurde anatomisch bei Primaten eine spinale Projektion zum Corpus geniculatum mediale (Boivie, '71, '79) und bei der Schildkröte zum N. reuniens (Künzle

und Woodson, '82) nachgewiesen, beides auditorische, äquivalente Strukturen des Ov. Es ist demnach nicht auszuschließen, daß eine solche Projektion auch beim Vogel existiert.

Intratelencephale Verbindungen

Außer vom DLP und Ov erhält der somatosensorische Teil des Neostriatum caudale (NC) offenbar nur noch vom rostralen Wulst einen afferenten Zustrom. Wild ('87b) fand nach Injektionen ins mediale NI/NC markierte Zellen im ventromedialsten Teil des HA. Bei den eigenen Untersuchungen konnten wenige markierte Neurone in diesem Teil des HA und direkt ventral davon ganz medial im HD, HVvv und NF nur nach mittelgroßen und großen Injektionen gefunden werden. Weiter rostral im HA waren dagegen vereinzelt Neurone markiert, wenn die Injektionen das HV betrafen. Nach größeren Injektionen ins HV waren zudem andere Strukturen des Vorderhirns retrograd markiert. Neben der bereits genannten Projektion des NI zum HV waren dies caudale neostriatale Bereiche des akustischen Gebietes (Feld L), posteriore dorsolaterale Bereiche des HV, wenige Zellen im Paleostriatum augmentatum (PA), große Zellen im Paleostriatum primitivum (PP), sowie in unterschiedlichem Ausmaß ventrale und dorsale Untereinheiten des Archistriatum (Av, Ad). Da große Injektionen auch Teile des NI erfaßten waren außerdem im Thalamus retrograde Markierungen im N. dorsointermedius posterior (DIP), sowie schwächer im N. dorsomedialis posterior (DMP), im DLP und im N. subrotundus (SRt). Bradley und Mitarbeiter ('85) fanden beim Huhn nach Injektionen ins intermediäre mediale HV (IMHV) zusätzliche afferente Verbindungen zum visuellen Wulst, zum Hippocampus, zur Area septalis, zu ventromedialen Teilen des Thalamus und zum Stratum album centrale des optischen Tectums.

Aufgrund der vielfältigen Verbindungen zu einerseits primären sensorischen Gebieten (Wulst, NI, Feld L) und andererseits zu motorischen Arealen (Archistriatum, Basalganglien) kommt dem HV offensichtlich eine Bedeutung hinsichtlich integrativer und assoziativer oder prämotorischer Funktionen zu. Von Bradley und seinen Mitarbeitern wird dem IMHV außerdem eine große Bedeutung bei der Prägung und anderen Lernprozessen zugeschrieben.

Efferente Verbindungen

Wie bereits bei den afferenten Verbindungen beschrieben projiziert das caudale NI und anschließende NC nur zum darüberliegenden HV und zum rostralen HA bzw. IHA. Keinerlei Hinweise gibt es bezüglich eines subtelencephalen neostriatalen Outputs.

Da in den eigenen Untersuchungen der anterograde Transport der neuronalen Tracer nicht ausreichend untersucht werden konnte, wurden weiter keine efferenten Projektionen festgestellt. Mit dem Einsatz radioaktiver Aminosäuren wurden jedoch von Bradley et al. ('85) Projektionen des IMHV zum PA, zum dorsalen und posterioren Archistriatum und zum dorsolateralen Rand der Vorderhirn-Hemisphere gefunden.

4.2.2. Bezug zu spinalen aufsteigenden Bahnen

Elektrophysiologische Untersuchungen des Vorderhirns mit Feldpotential- und Zellableitungen vor und nach Läsionen im Rückenmark wurden bei Vögeln bisher nicht vorgenommen. Mit partiellen Durchtrennungen der oberen cervicalen weißen Substanz konnte gezeigt werden, daß die beiden telencephalen somatosensorischen Zentren nicht in gleicher Weise mit den aufsteigenden Bahnen in Beziehung stehen. Während das vordere Gebiet im Wulst somatische Informationen der kontralateralen Körperseite nur über, auf Rückenmarksebene noch ungekreuzte, dorsale Bahnen (DF, DLF) erhält, konvergieren im hinteren Areal bzw. in den vorgeschalteten Relaykernen die einlaufenden Signale gekreuzter wie ungekreuzter dorsaler und ventraler spinaler Bahnen. Ein weiterer Unterschied in der spinalen Versorgung des rostralen und caudalen Gebietes besteht darin, daß zum rostralen Gebiet die Afferenzen von Flügel und Bein größtenteils unterschiedliche Bahnen benutzen, wohingegen diejenigen, die zu Relaystationen des hinteren Gebietes ziehen, für die vorderen und hinteren Extremitäten offensichtlich gleich verteilt sind.

Ähnlich wie beim Säuger maßgeblich die Hinterstrangbahn über spezifische Thalamuskern zum primären somatosensorischen Cortex projiziert, ergibt sich auch bei der Taube eine solche Projektion

zum somatosensorischen Wulst. Allerdings ziehen nur vom cervicalen Bereich primäre wie sekundäre aufsteigende Fasern hauptsächlich über den DF. Wie Feldpotential-Ableitungen aus den Hinterstrang-Kernen demonstrierten, terminieren in diesen sowohl cervicale als auch lumbale Axone, jedoch verlaufen die letzteren überwiegend im DLF. Die anatomischen Untersuchungen zum Rückenmark haben gezeigt, daß eine, wenn auch schwache, lumbale Projektion primärer Afferenzen über den DF bis zu den Relaykernen in der Medulla existiert, die postsynaptischen Fasern des DF jedoch nochmal ein Relay innerhalb der cervicalen Verdickung haben müssen, bevor sie, wahrscheinlich über den DLF, zur Medulla ziehen. Hier stellt sich die Frage, ob die lumbale Projektion über den DLF eine selbstständige Bahn darstellt, oder ob sie funktionell mit der cervicalen sekundären Hinterstrangbahn gleichzusetzen ist. Da nur diese Bahnen zum vorderen somatosensorischen Gebiet projizieren, die rezeptiven Felder dieser Repräsentation sowohl für vordere wie hintere Bereiche der Befiederung kleiner waren als die im hinteren Gebiet und außerdem für rostrale wie caudale Reizorte gleiche Reizmodalitäten zur Erregung führten, ist anzunehmen, daß beide Bahnen vom lemniscalen Typ sind und gleiche Funktionen besitzen.

Zur Untermauerung dieser Hypothese seien noch folgende Befunde erwähnt: In einer elektrophysiologischen Untersuchung konnten Dart und Gordon ('73) demonstrieren, daß die Hinterstrang-Kerne in ihrem rostralen Bereich einen Input vom ipsilateralen DLF erhalten und Nijensohn und Kerr ('75), die mit der Degenerationsmethode die Projektionsziele des DLF beim Affen untersuchten, fanden unter anderem auch ein ausgeprägtes Terminalfeld ebenfalls im rostralen N. gracilis, im restlichen Bereich der Hinterstrang-Kerne dagegen nicht. Das Projektionsareal dieser lumbalen Fasern des DLF deckte sich mit dem Areal, das von Rustioni ('73) für die postsynaptischen lumbalen Fasern des DF beschrieben wurde. Bei der Katze konnte zudem demonstriert werden, daß es in den Laminae III-IV Neurone gibt, die Axon-Kollateralen sowohl in den DF als auch in den gleichseitigen DLF entsenden (Bennett et al., '83a; Lu et al., '85). Diese Befunde verdeutlichen, daß es im Rückenmark parallele Bahnen gibt, die gleiche Projektionsziele, oder einen gleichen Ursprung haben und vielleicht sogar beides gemeinsam haben und demnach funktionell verwandt sind.

Die nach verschiedenen spinalen Läsionen beobachteten Veränderungen an den evozierten Zellantworten und Feldpotentialen des hinteren somatosensorischen Gebietes lassen den Schluß zu, daß für die hinteren als auch für die vorderen Extremitäten mindestens drei verschiedene, teils bilaterale, spinale Bahnen an der Signalverarbeitung beteiligt sind. Dies ergibt sich aus den Veränderungen, bzw. Verminderungen, von Potentialkomponenten oder Zellentladungen in bestimmten Latenzzeit-Bereichen. Demnach laufen die frühesten Signale über Bahnen im lateralen bis ventrolateralen Funiculus, dicht gefolgt von Bahnen im DLF, und zuletzt (bis ca. 22 ms) kommen Informationen über den DF ins caudale Gebiet. Da nach Läsionen, die die dorsalen Bahnen und den ventralen ipsilateralen LF betrafen, immer noch Reaktionen evoziert werden konnten, ist anzunehmen, daß auch über den ventralen kontralateralen LF oder über ventrale Funiculi somatosensorische Informationen zum caudalen Vorderhirn gelangen. Nach den Befunden von Kühn und Trendelenburg ('11), die besagen, daß alle aufsteigenden Fasern, auch die der ventralen Funiculi, zum oberen Halsmark eine Verlagerung nach dorsal ausführen, ist eine Beteiligung der ventralen Funiculi im Bereich von C4 eher unwahrscheinlich.

Bei den späteren Reaktionen (ab ca. 22 ms) dürfte es sich um sekundäre Prozesse handeln, die entweder innerhalb des caudalen Vorderhirns übermittelt werden, oder vom vorderen somatosensorischen Gebiet kommen. Hierfür steht vor allem die langgezogene negative Nachschwingung (N2), die bereits während des DF-Potentialanteils beginnt und durch verschiedene Läsionen in unterschiedlichem Maße reduziert wurde.

4.2.3. Neuronale Informationsverarbeitung

Mit der Registrierung von evozierten Zellantworten und Feldpotentialen konnten erstmals Unterschiede in der Spezifität der somatosensorischen Informationsverarbeitung beider telencephaler somatosensorischer Repräsentationsareale der Taube festgestellt werden. Bis auf wenige Feldpotential-Untersuchungen (Erulkar, '55; Adamo und King, '67; Delius und Bennetto, '72; Rehkämper und Necker, '82, '85; Felix et al., '83; Wild, '87b) liegen bisher keine genauen Befunde bezüglich der zentralen somatosensorischen

Die in den früheren Arbeiten beschriebenen Formen und Latenzzeiten der Feldpotentiale sind recht unterschiedlich, lassen sich aber mit den Ergebnissen dieser Untersuchung vergleichen. Erulkar ('55) fand im vorderen NC ein positives Potential mit einer Latenz von 17-19 ms Latenz, welches der ebenfalls positiven Komponente P2 entsprechen dürfte. Delius und Bennetto ('72) beschrieben die Potentiale des NC als komplexer, als die des rostralen Wulstes, jedoch fanden sie als kürzeste Latenz hinten 11-12 ms und vorne 14-16 ms. Das Fehlen noch kürzerer Antworten erklärt sich dadurch, daß sowohl der von ihnen untersuchte Bereich des NC (A 5.5 - A 6.5), als auch der Bereich im Wulst (A 12.5 - A 13.5) 1 - 2 mm caudal des Zentrums der primären Eingangsregion lag, und demnach wahrscheinlich sekundäre Prozesse registriert wurden. Von Felix et al. ('83) wurden bei der Gans somatosensorische Potentiale im vorderen NC (18-25 ms) und im caudalen PA beschrieben, wobei die im PA so frühe Reaktionen zeigten, wie sie bei den eigenen Untersuchungen nur im NI bis dicht an der Grenze des PA gefunden wurden (7-10 ms). Da bei den Zellregistrierungen nie Neurone gefunden wurden, die deutlich im PA lagen, ist nicht auszuschließen, daß die von Felix et al. ('83) registrierten Feldpotentiale von Axonen stammen, die ausgehend vom Fasciculus prosencephali lateralis (FPL) durchs PA ziehen. Die zeitlich neueste Arbeit von Wild ('87b) beschreibt ebenfalls die frühesten Antworten im NI (6-8 ms) und spätere (16-18 ms) im NC. Für das Gebiet im Wulst nennt er spätere Latenzzeiten von 15-25 ms. Zusammengekommen lassen diese Arbeiten auch erkennen, daß es im caudalen Telencephalon ein weites Latenzzeitspektrum somatisch evozierter Antworten gibt, und daß rostral und ventral (NI) frühere Reaktionen anzutreffen sind, als weiter caudal und dorsal (NC, HV).

Mit der Registrierung von Single- und Multi-Units konnte gezeigt werden, daß das vordere somatosensorische Gebiet im rostralen Wulst spezifisch somatosensorisch ist, während das hintere eine multimodale Verarbeitung besitzt. Hinweise hierfür sind zum einen die wenigen auf akustische, und garnicht auf visuelle Reizung reagierenden Zellen im rostralen Wulst, und zum anderen die hier deutlich kleineren somatischen rezeptiven Felder, die zudem in

topographischer Ordnung repräsentiert sind. Eine in gleicher Weise von dorsal nach ventral aufeinander folgende Repräsentation der kontralateralen Körperoberfläche wurde auch von Wild ('87b) bei der Ableitung von evozierten Feldpotentialen mit Mikroelektroden gefunden.

Weitere Indizien für die somatosensorische Spezifität des vorderen Gebietes sind die starke und zudem topographische Projektion des DIVA zum IHA, die offenbar ebenfalls somatotope Gliederung des DIVA (Wild, '87b) mit der Präsenz kleiner rezeptiver Felder (Karten, '78, Eule) und die Tatsache, daß bisher außer von DCN, CE und Rückenmark keine Afferenzen anderer sensorischer System zum DIVA beschrieben worden sind.

Im caudalen Gebiet antwortete ein relativ großer Teil der somatosensorisch responsiven Neurone auch auf akustische Reizung (Klick-Laut). Zudem konnte beobachtet werden, daß sich die somatische Antwort vieler Zellen durch einen zusätzlichen vorausgehenden akustischen oder ebenfalls somatischen Reiz hemmen ließ. Dieser Effekt konnte deutlich auch anhand der Feldpotentiale gesehen werden, sowohl bei zeitlich versetzter akustischer Reizung, als auch bei willkürlicher visueller Reizung durch Handbewegungen (Funke, '83).

Neben diesen Befunden läßt auch die schwache Projektion des DLPc und des dorsolateralen Ov zum NI/NC auf eine wenig detaillierte somatosensorische Informations-Verarbeitung schließen. Der von Korzeniewska ('87) erarbeitete multimodale Charakter des DLP deutet weiterhin auf eine bereits auf thalamischer Ebene stattfindende Interaktion verschiedenmodaler, sensorischer Eingänge hin. Die somatosensorischen Neurone des DLP hatten, wie die des caudalen Telencephalons, große ipsi- wie kontralaterale rezeptive Felder, die oft die ganze Körperoberfläche beinhalten. Die mit elektrischer Reizung evozierten Zellantworten hatten Latenzen von 7-20 ms, die in aufeinander folgenden Durchläufen etwas schwankten.

Wie bereits angesprochen, deutet der weite Latenzzeit-Bereich der somatosensorischen Antworten im caudalen Gebiet auf den Ablauf primärer und nachfolgender Prozesse hin. Anhand der Läsionsex-

perimente konnte beurteilt werden, daß primäre Prozesse längstens bis 22 ms ablaufen, was dem Input über den DF entspricht. Sekundäre Prozesse erfolgen teils später, teils wohl auch schon während des DF-Inputs. Da die Reaktionen, die durch den DF getragen werden, zeitlich später eintreffen als die Antworten im Wulst, kommt außerdem die Möglichkeit in Betracht, daß der DF-Input im caudalen Gebiet eigentlich kein primärer Prozeß ist, sondern eine über Efferenzen vom Wulst einlaufende Erregung darstellt. Da beide thalamischen Relaykerne, der DLP, wie der DIVA, einen afferenten Eingang von den Hinterstrang-Kernen erhalten, und im DLP somatosensorische Antworten bis 20 ms Latenz vorkommen, kann diesbezüglich keine sichere Aussage getroffen werden.

4.2.4. Relation zu anderen Systemen

Das vordere somatosensorische Projektionsareal liegt direkt rostral zum visuellen Zentrum im Wulst und separiert sich nicht morphologisch von diesem, wie dies bei der Eule der Fall ist. Aus den Studien zum visuellen System geht nicht klar hervor, wie weit rostral das visuelle Projektionsfeld reicht und ob eine Überlappung mit dem somatosensorischen Gebiet vorliegen kann. Wild ('87b) stellt außerdem die Frage, ob der DIVA mit dem Ursprung der visuellen Projektion zum Wulst überlappen könnte. Die eigenen Untersuchungen haben gezeigt, daß es im somatosensorischen Teil des Wulstes keine visuelle Repräsentation gibt, da durch optische Reizung weder Zellantworten ausgelöst, noch somatosensorische Antworten gehemmt werden konnten. Es wurde allerdings nicht direkt aus dem Grenzgebiet abgeleitet, so daß nicht beurteilt werden kann, wie scharf die Grenze verläuft. Weiterhin konnte nach Injektionen von Fluoreszenz-Farbstoffen ins visuelle und somatosensorische Teilgebiet keine ausgeprägte Vermischung der markierten Zellen festgestellt werden, lediglich an der ventrolateralen Grenze des rostralen Teils des DIVA im Grenzwinkel von FPL und Rt könnte eine Überlappung mit dem mediolateralen Ende des DLLv bestehen.

Eine auditorische Projektion zum Wulst besteht offenbar nicht. Zwar konnten im rostralen Wulst auch akustisch evozierte Feldpotentiale abgeleitet werden, jedoch stammen diese wahrscheinlich

aus dem Neostriatum frontale (NF). Arends und Zeigler ('86) fanden eine direkte Projektion vom Nucleus des lateralen Lemniscus zum NF und zum Bas, und Delius et al. ('79) leiteten evozierte Feldpotentiale aus NF und Bas ab.

Im caudalen Telencephalon besteht offenbar nicht nur eine direkte Nachbarschaft des somatosensorischen Gebietes zum akustischen Feld L im NC, sondern wohl auch eine Vermischung. Zum einen sind viele Neurone multimodal, und zum anderen liegen auch rein somatosensorische Neurone mit kurz-latenter Antwort im rostralen Bereich des Feldes L. Oft wechselten sich bei einzelnen Elektroden-Penetrationen in der Nähe der Lamina hyperstriatica (LH) akustische, somatosensorische und bimodale Lokalisationen ab, so daß hier eine enge Verzahnung der primären, und noch eine stärkere Vermischung der sekundären Projektionen angenommen werden kann.

Die Beantwortung optischer Reize wurde im caudalen Gebiet auf zellulärer Ebene nicht untersucht, da das visuelle Zentrum im Ektostriatum weiter rostral und lateral liegt, und ein drittes erst kürzlich beschriebenes visuelles Gebiet weiter lateral im Neostriatum liegt (Güntürkün, '84). Eine Überlappung mit diesen Gebieten ist nicht anzunehmen, auch wenn die DLP-Projektion eine visuelle Komponente enthält.

4.3. Aufsteigende Bahnen des Rückenmarks

Mit HRP-Applikationen in durchtrennte Bereiche der weißen Substanz des oberen cervicalen Rückenmarks konnten zum ersten Mal beim Vogel die Ursprungszellen weit aufwärts projizierender Bahnen nachgewiesen werden. Durch die selektive Behandlung verschiedener Funiculi konnte gezeigt werden, wo ungefähr die Bahnen verlaufen, in die ein bestimmter Neurontyp der cervicalen oder lumbalen Intumeszenz projiziert. Zusätzliche Injektionen in die Hinterstrang-Kerne und die nähere Umgebung gaben außerdem Aufschluß über das Projektionsziel eines Teils dieser Neurone.

Wie auch beim Säuger enthalten die dorsalen Funiculi des Vogel primäre Afferenzen, die bis zu den Hinterstrang-Relaykernen (DCN) projizieren. Dies konnte von Kühn und Trendelenburg ('11), Ariens Kappers et al. ('36) und von van den Akker ('70) bereits mit der Degenerations-Methode nachgewiesen werden. Zudem konnte nun gezeigt werden, daß in den DF nur große Ganglienzellen projizieren, während nach HRP-Behandlung eines peripheren Nerven große wie kleine Neurontypen markiert waren (Necker und Schermuly, '85). Bei Behandlung lateraler Bereiche der weißen Substanz waren nur dann Ganglienzellen markiert, wenn ganz dorsale, dem DF angrenzende, Fasern mit in die Läsion einbezogen waren. Der laterale Funiculus enthält demnach, entsprechend älterer Befunde (Kühn und Trendelenburg, '11; van den Akker, '70), keine bis zum oberen Halsmark aufsteigende primäre Afferenzen.

Dies ist auch die erste Untersuchung beim Vogel, die zeigt, daß es im DF eine größere Anzahl sekundärer Fasern gibt, die ihren Ursprung in Neuronen des Hinterhorns haben. Mit der früher angewendeten Degenerationsmethode konnte nicht sicher beurteilt werden, ob der DF außer primären Axonen auch sekundäre enthält (Kühn und Trendelenburg, '11). Solch ein sekundäres Hinterstrangsystem, in der englischsprachigen Literatur oft mit **PSDC**-System abgekürzt (postsynaptic dorsal column), ist bei Säugern bereits seit längerem bekannt (Brown, '81), und die Ursprungszellen dieser Bahn sind ebenfalls erst kürzlich genauer untersucht worden (Brown und Fyffe, '81; Bennett et al., '83b; Giesler et al., '84; de Pommery et al., '84). Bei der Ratte, bei der Katze und beim Affen sind diese Zellen mit unterschiedlicher Verteilung in den Laminae III - VI angesiedelt, doch bei allen Spezies mit einer Dominanz der Lamina IV. Bei der Taube sind es ebenso überwiegend Neurone der Lamina IV und in geringerem Ausmaß solche in der Lamina V. Während sich diese Zellpopulation beim Säuger bandförmig über die gesamte Breite des Hinterhorns erstreckt, lag bei der Taube eine Konzentration im medialen Bereich vor. Wurde außer dem DF auch der DLF mit HRP behandelt, so war die Gesamtzahl der markierten Neurone in Lamina IV größer und die Markierungen erstreckten sich auch auf den lateralen Teil. Auch beim Säuger wurde bei Injektion in die Hinterstrang-Kerne und bei durchtrenntem DF festgestellt,

daß ein Teil dieser Zellen (ca. 10%, Ratte) in den DLF projiziert (Giesler et al., '84). In einem bis auf die Tracersubstanz gleichen Experiment bei der Taube zeigte sich hingegen, daß die Zahl, der in diesem Fall markierten Neurone, wesentlich geringer war, als nach Behandlung des DLF. Wenn dieser Befund nicht darauf beruht, daß die Injektion den Teil der DF-Kerne ausschloß, in dem die lateral laufenden Fasern terminieren, so ist es denkbar, daß ein Teil der in den DLF projizierenden Lamina IV und eventuell auch Lamina V Neurone nicht in den DF-Kernen terminiert.

Zahlenmäßig sind die sekundären Hinterstrang-Neurone in der cervicalen Verdickung der Taube fast ebenso stark vertreten wie zum Beispiel bei der Ratte. Giesler et al. ('84) fanden in der cervicalen Verdickung der Ratte insgesamt 350 markierte Neurone nach Injektion in den Nucleus cuneatus, während es bei der Taube in ebenfalls 3 Spinalsegmenten 319 bzw. 325 waren. Im Lumbalbereich der Ratte waren 200 Neurone nach Injektion in den N. gracilis markiert (Giesler et al., '84) und bei der Katze und beim Affen fanden Bennett und Mitarbeiter ('83b) ca. 10 bis 50 Neurone pro Millimeter Rückenmarkslänge. Die Anzahl markierter Zellen war beim Säuger in der lumbalen Intumeszenz geringer als in der cervicalen, aber der Unterschied ist nicht so stark wie bei der Taube, bei der in der cervicalen Verdickung nach Injektion in die DCN ca. 30 markierte Neurone/mm in Lamina IV gefunden wurden, jedoch weniger als 1 Zelle/mm in der lumbalen. Nach HRP-Behandlung des DF war die Anzahl der markierten Zellen im Mittel doppelt so groß, was damit zu begründen ist, daß die Injektion nicht die gesamte rostrocaudale Ausdehnung der DCN erfaßte.

Bei einer zahlenmäßigen Gegenüberstellung der primären und sekundären Afferenzen des DF's der Taube, bzw. der nach Hinterstrang-Behandlung markierten großen Ganglienzellen und Lamina IV Neuronen der cervicalen Verdickung, ergab sich ein Anteil von sekundären Fasern bezüglich aller DF-Fasern von 50 - 73% (im Mittel 59% +/- 6%). Der DF der Ratte hat dagegen, ausgehend von den Vorderextremitäten, nur einen Anteil von 38% PSDC-Axonon und im Fall der hinteren Extremitäten nur 30% (Giesler et al., '84).

Während es für die Vorderextremitäten bei der Taube demnach ein gut entwickeltes PSDC-System gibt, welches dazu noch gegenüber der primären Projektion stärker ausgebildet ist als beim Säuger, gibt es im Gegensatz zum Säuger offenbar kein lumbales PSDC-System. Da hier auch die Zahl der markierten Ganglienzellen deutlich geringer war als in den cervicalen Segmenten, scheint das bis zu den DF-Kernen projizierende Hinterstrangsystem im Lumbalbereich überhaupt wesentlich schwächer entwickelt zu sein als beim Säuger. Statt dessen wird ein Teil der im lumbalen DF laufenden Fasern wohl innerhalb der cervicalen Verdickung auf andere Neuronen umgeschaltet, da sich nach thoracaler HRP-Behandlung dorsaler Fasern deutlich mehr Zellen in den Laminae IV und V anfärben ließen. Dieser Befund bestätigt den bereits von Ariens Kappers et al. ('36) und van den Akker ('70) geäußerten Verdacht, daß viele Axone, die im DF verlaufen, nicht die medulläre Ebene erreichen. Aus diesen älteren Arbeiten geht bereits hervor, daß der Anteil von lumbalen Fasern im rostralen DF geringer ist, als der von cervicalen Spinalwurzeln (C11-C14) ausgehende.

Bahnen des DLF

Die HRP-Behandlungen des dorsolateralen Funiculus haben gezeigt, daß in diesen, außer den bereits genannten Lamina IV und V Neuronen, auch noch Zellen der Lamina I, der Clarke'schen Säule und, mit einem geringen Anteil, auch Zellen des Vorderhorns projizieren.

Im Vergleich zu HRP-Applikationen in den DF waren nach DLF-Behandlung oder nach Injektionen in die DF-Kerne bei durchtrenntem DF nur wenige lateral liegende Lamina IV Neurone markiert. Bei der Katze und auch bei anderen Säugerspezies verläuft im DLF der spinocervicale Trakt, der seinen Ursprung in der Lamina IV und teils auch in V hat (Bryan et al., '74; Brown et al., '80; Baker und Giesler, '84). Die spinocervicale Projektion ist bei den verschiedenen Säugerspezies unterschiedlich stark dimensioniert (bei der Katze 2-4 mal stärker als bei der Ratte, Baker und Giesler, '84), aber doch deutlich besser vertreten als bei der Taube. Da offenbar auch ein lateraler cervicaler Nucleus (LCN) bei der Taube nicht existiert (van den Akker, '70), ist eine derartige Projektion der Lamina IV Neurone bei der Taube unwahr-

scheinlich. Andere noch in Frage kommende Ziele wären di- und mesencephale Strukturen. Bei der Katze, bei der im Gegensatz zum Primaten die Neurone der Laminae IV und V nur zu einem geringen Teil direkt zum spezifischen somatosensorischen Thalamus projizieren, konnte jedoch eine Projektion zum Nucleus posterior thalami (Po) festgestellt werden (Carstens und Trevino, '78). Bei der Taube könnte diese Projektion zur der bereits beschriebenen spinothalamen Bahn gehören (Karten, '63; Karten und Revzin, '66), die jedoch insgesamt nur sehr schwach entwickelt ist (Necker, '87). Necker fand dagegen bei der Taube eine wesentlich stärkere Projektion des basalen Hinterhorns zu reticulären Strukturen des Hirnstamms. Für ventral der Substantia gelatinosa liegende Hinterhorn-Neurone wurde bei der Ratte auch eine spinoreticuläre Projektion beschrieben (Menetrey et al., '80). Die elektrophysiologisch untersuchten Neurone wiesen im Gegensatz zu denen des spinocervicalen Trakts relativ große rezeptive Felder auf.

Die Marginalzellen der Lamina I projizieren sowohl ipsilateral wie auch kontralateral, mit einer ipsilateralen Dominanz in der cervicalen Verdickung. Wie zusätzliche oder ausschließliche Behandlungen ventraler Anteile des lateralen Funiculus darlegten, ist der Verlauf dieser Axone auf den DLF beschränkt. Untersuchungen an mehreren Säugerspezies haben erwiesen, daß eine überwiegend kontralaterale Projektion der Lamina I Zellen (mehr als 80%) sowohl zum Thalamus (Trevino und Carstens, '75; Carstens und Trevino, '78; Willis et al., '79; Giesler et al., '79, '81; Jones et al., '85, '87; Kemplay und Webster, '86), als auch zum Mittelhirn (Menetrey et al., '82; Wiberg und Blomqvist, '84; Hylden et al., '85; Swett et al., '85) existiert. Während noch vor einigen Jahren die Meinung bestand, daß die Axone der Lamina I Neurone im anterolateralen Trakt verlaufen (Willis and Coggeshall, '81) deuten Befunde der letzten Zeit darauf hin, daß der Verlauf dieser Fasern eher im DLF angesiedelt ist. Mahon und Wall ('83) fanden bei der Ratte 80% der identifizierten Axone von Lamina I Neuronen im dorsalen Teil des kontralateralen lateralen Funiculus und nur 10% im ventralen Teil, und in einer Untersuchung an der Katze konnten durch HRP-Behandlung des ventrolateralen Trakts keine Lamina I Zellen markiert werden, wohl aber durch Behandlung des DLF (Apkarian et al., '85). Hylden und Mitarbeiter ('86a) demonstrierten für den spinomesencephalen

Trakt bei der Katze ebenfalls einen ausschließlich dorsolateralen Verlauf der hier bilateral aufsteigenden Axone von Lamina I Neuronen. Für die spinothalamische Projektion der Lamina I Neurone gibt es allerdings unterschiedliche Befunde, die teils auf eine ausschließliche dorsolaterale und teils auch auf eine ventrolaterale Lage der Axone hindeuten. Von Jones und Mitarbeitern ('85) wurde bei der Katze elektrophysiologisch eine von Lamina I ausgehende dorsolateral liegende Schmerzbahn identifiziert und zusätzlich anatomisch eine Projektion im anterolateralen Quadranten ausgeschlossen (Jones et al., '85, '87), wohingegen bei der Ratte noxische Fasern im anterolateralen Trakt gefunden wurden (Peschanski et al., '85). Lamina I Neurone sind erwiesenermaßen maßgeblich an der Verarbeitung noxischer Reize beteiligt, sowohl beim Säuger (Kumazawa et al., '75; Kumazawa und Perl, '78; Fitzgerald, '81; Jones et al., '85; Willis, '85; Hylden et al., '86b), als auch beim Vogel (Necker, '85b).

Wenn die Lateralität und die dorsoventrale Lage der, von Lamina I ausgehenden, Axone bei der Taube ein Urteil bezüglich des Projektionszieles zulassen sollten, so kann angenommen werden, daß hier eher eine spinomesencephale oder -reticuläre, als eine spinothalamische Projektion vorliegt. Mit Injektionen in diese möglichen Projektionsziele konnte Necker ('87) bei der Taube zeigen, daß Axone der Lamina I Neurone offenbar nur in der *Formatio reticularis* terminieren. Zum Thalamus und zum zentralen mesencephalen Grau projizieren nur wenige Neurone der spinalen intermediären grauen Substanz. Die beim Vogel demnach nicht vorhandene spinothalamische Lamina I Projektion erklärt die, im Gegensatz zum Säuger, überwiegend ipsilaterale (cervical) bzw. gleichverteilt bilaterale (lumbal) Lamina I Projektion.

Ein weiteres mögliches Projektionsziel der Lamina I Neurone ist der Nucleus solitarius (S). Bei der Taube fanden sich nach Injektion in den caudalen Teil des S (nach Katz und Karten, '83) markierte Lamina I und Lamina V Neurone bilateral, sowohl in der cervicalen, als auch in der lumbalen Intumeszenz. Ebenso wurde bei der Ratte eine bilaterale Projektion der Lamina I und der Lamina V Neurone der reticulären Zone zum S gefunden (Menetrey und Basbaum, '87). Zusätzlich waren bei der Ratte auch Zellen im lateralen spinalen Nucleus des dorsolateralen Funiculus markiert,

der lateral des Hinterhornkopfes in der weißen Substanz liegt und zum Mittelhirn, aber nicht zum Thalamus projiziert (Giesler und Elde, '85). Für den Vogel wurde eine solche Zellpopulation bisher nicht beschrieben. Nach Leonard und Cohen ('75a) reicht die Lamina I beim Vogel ventrolateral bis hinab zur reticulären Zone der Lamina V. Die meisten markierten Lamina I Zellen lagen bei der Taube in der dorsolateralen Ecke des Hinterhorns, ipsilateral lagen viele aber auch im ventrolateralen Bereich der Lamina I. Es ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen, ob diese lateral lokalisierten Zellen eine eigene, der Lamina I nicht mehr zugehörnde Population darstellen, da sie nicht so weit lateral im DLF liegen, wie dies für den Säuger zutrifft.

Die ebenfalls im DLF aufsteigenden Axone der großen Clarke'schen Neurone stellen einen Teil der spinocerebellären Bahnen dar (Oscarsson, '73; van den Akker, '70). Bezüglich der Homologie der Clarke'schen Neurone bei Säugern und Vogels bestehen noch gegenteilige Meinungen (Huber, '36; van den Akker, '70; Leonard und Cohen, '75a). Vorbehalte gegenüber einer Homologisierung der beim Vogel als dorsale magnocelluläre Säule oder Area 5 bezeichneten Zellpopulation mit der Clarke'schen Säule, beruhen auf der Tatsache, daß sie beim Vogel einerseits eine dorsalere Position einnimmt und sich zum anderen von lumbal durchgehend bis zum rostralen Ende der cervicalen Verdickung hinzieht, und im Bereich der Intumeszentien ihre größte Ausdehnung besitzt. Die Clarke'sche Säule bekommt beim Säuger nur einen ungekreuzten afferenten Input von überwiegend subcutanen Strukturen (Muskel, ect.) der Hinterextremitäten und projiziert ipsilateral im dorsalen spinocerebellären Trakt (DSCT, Randic et al., '81). Die Ursprungszellen der entsprechenden ungekreuzten Afferenzen der Vorderextremitäten sind wahrscheinlich im zentralen cervicalen Nucleus angesiedelt (Snyder et al., '78) und senden ihre Axone in den rostralen spinocerebellären Trakt (Oscarsson, '73). Während bei der Taube die cervicalen Zellen der Clarke'schen Säule ebenfalls ipsilateral projizieren, liegt bei denen des lumbalen Abschnitts eine streng kontralaterale Projektion vor. Dieser Befund steht in Einklang mit der von Oscarsson et al. ('63) vertretenen Ansicht, daß, basierend auf ihren elektrophysiologischen Untersuchungen, ein ungekreuzter DSCT mit den Charakteristiken des Säugers beim Vogel nicht existiert.

Zum größten Teil projizieren bei der Taube auch die hauptsächlich dorsolateral in Lamina VII liegenden Neurone in den dorsolateralen Funiculus. Während ähnlich wie bei den Clarke'schen Neuronen die cervicale Projektion, wenn auch nicht ausschließlich, aber doch überwiegend ipsilateral verläuft, nimmt sie ausgehend vom Lumbalbereich einen gekreuzten Weg. Beim Säuger geben die, hier als "Spinal Border Cells" bezeichneten Neurone, den Ursprung für den gekreuzten ventralen spinocerebellären Trakt (VSCT) und projizieren nach einer Untersuchung an der Katze zum vorderen cerebellaren Lobus (Yaginuma und Matsushita, '86). Die Befunde dieser Untersuchung und die von Oscarsson et al. ('63) beschriebenen Beobachtungen lassen den Schluß zu, daß ein VSCT auch bei der Taube existiert, allerdings nicht nur für die hinteren Extremitäten, sondern möglicherweise auch in ungekreuzter Form für die vorderen.

Bahnen des LFv

Aus den HRP-Behandlungen der verschiedenen Bereiche des lateralen Funiculus ergab sich, daß in dessen ventralen Teil (LFv) überwiegend Fasern aufsteigen, die in den Laminae VI bis VIII und, um den Zentralkanal herum, im intermediären Grau ihren Ursprung nehmen. Während die Projektion lumbal wieder überwiegend kontralateral erfolgt, ist sie im Fall der cervicalen Verdickung bilateral mit nur einem geringen Überwiegen der kontralateralen Seite. Mit großen Injektionen in die *Formatio reticularis* konnte Necker ('87) demonstrieren, daß Neurone der ventralen Laminae hierhin projizieren.

Für Vertreter der Säugerklasse ist bekannt, daß der spinoreticuläre Trakt in diesen Laminae seinen Ursprung hat und wie bei der Taube lumbal hauptsächlich kontralateral und cervical bilateral entspringt (Kevetter et al., '82; Menetrey et al., '83; Peschanski und Besson, '84; Willis, '85; Shokunbi et al., '85). Eine kontralaterale Projektion im lateralen Funiculus vor allem der Lamina VIII Neurone wurde auch zum olivaren Komplex beschrieben (Molinari, '85). Elektrophysiologische Untersuchungen an der Katze haben außerdem gezeigt, daß Neurone der Laminae VII und VIII einen cutanen sensorischen Input erhalten und große, proximal gelegene rezeptive Felder besitzen (Molinari, '82; Light und

Durkovic, '84). Aufgrund des gleichen Ursprungs dieser Bahnen im LFv und der Befunde von Necker ('87) ist anzunehmen, daß es sich bei der Taube in diesem Fall ebenfalls um eine spinoreticuläre Bahn handelt.

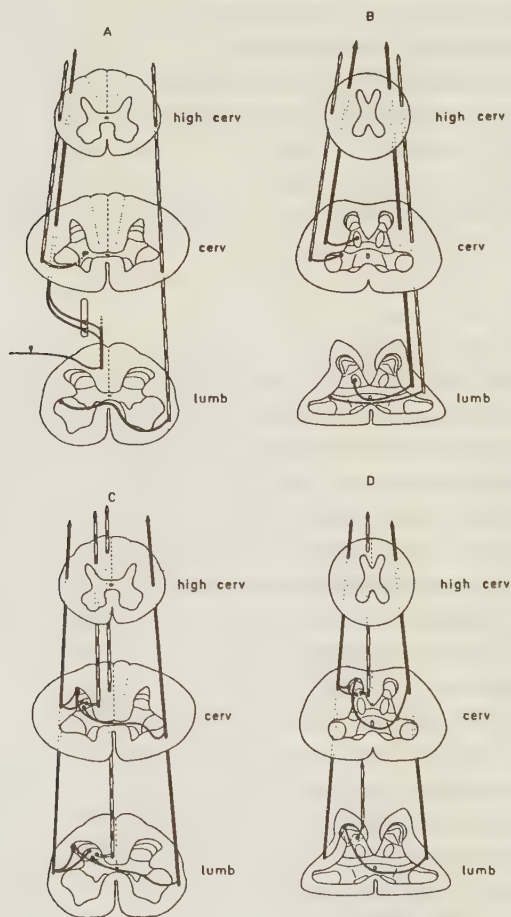


Abb. 7B: Gegenüberstellung der lang aufwärts projizierenden Bahnen im Rückenmark von (A + C) Säuger und (B + D) Vogel in einer schematischen Darstellung. (A + B) Spinocerebelläre Bahnen, (C + D) zusammengefaßte postsynaptische Bahnen cutaner Sensibilität. Für weitere Erläuterungen siehe Text.

Ein abschließender Vergleich der aufsteigenden Bahnen bei Säuger und Vogel ist schematisch in Abbildung 78 für die Bahnen dargestellt, bei denen sich Unterschiede zwischen den beiden Wirbeltierklassen herausarbeiten ließen. Links sind die Verhältnisse beim Säuger dargestellt, rechts die beim Vogel.

Das obere Paar stellt die spinocerebellären Bahnen gegenüber. Schwarz dargestellt beim Säuger der dorsale spinocerebelläre Trakt mit Umschaltung der lumbalen Afferenzen thoracal in der Clarke'schen Säule und weiterer ipsilateraler Projektion. Beim Vogel existiert diese Bahn nicht, sondern stattdessen ausgehend von der lumbalen Clarke'schen Säule eine gekreuzte und ausgehend von der cervicalen eine ungekreuzte Bahn. Unterbrochen dargestellt ist die Projektion der "Spinal Border Cells", die bei Vogel und Säuger in gleicher Weise den Ursprung für den gekreuzten ventralen spinocerebellären Trakt der hinteren Extremitäten bilden. Beim Vogel besteht außerdem eine cervicale ungekreuzte Projektion dieser Zellen. Möglicherweise entspricht diese Bahn oder die, die von den cervicalen Clarke'schen Neuronen ausgeht, funktionell dem rostralen spinocerebellären Trakt der Säuger. Dieser hat allerdings im intermediären Grau der spinalen Segmente C1 bis C4 eine deutlich andere Lokalisation seines Ursprungs als die bezeichneten Bahnen beim Vogel. Der cuneocerebelläre Trakt des Säugers, der seine erste Umschaltstation erst in der Medulla hat, wurde der Übersichtlichkeit halber nicht dargestellt.

Zusammengenommen ergeben sich für die spinocerebellären Bahnen bis auf den VSCT deutlich unterschiedliche Verhältnisse für Vogel und Säuger.

Die untere Hälfte des Schema's stellt die Projektionen der übrigen Hinterhornneurone dar. Die postsynaptische Hinterstrang-Bahn (unterbrochen) mit Termination in den Hinterstrang-Kernen ist beim Säuger lumbal wie cervical gleichermaßen gut entwickelt, beim Vogel besteht eine durchgehende Projektion allerdings nur für Lamina IV Neurone der cervicalen Verdickung, während die der lumbalen auf halber Strecke enden.

Aus der Lamina I und V, sowie beim Säuger (Primaten) teilweise auch aus der Lamina IV, gehen bilaterale Projektionen (schwarz)

in die lateralen Funiculi (spinothalamische, -mesencephale, -reticuläre und -cervicale Trakte). Während diese beim Säuger jedoch größtenteils kontralateral verlaufen und dorsale wie ventrale Bereiche einnehmen, sind sie beim Vogel bezüglich der Lateralität ausgewogener und nehmen einen überwiegend dorsalen Verlauf. Wie schon von Kühn und Trendelenburg ('11) und van den Akker ('70) hervorgehoben, machen beim Vogel im Gegensatz zum Säuger offensichtlich alle lateral aufwärts ziehenden Bahnen auf ihrem Weg durchs Rückenmark eine Verlagerung von ventral nach dorsal durch, so daß sie im oberen cervicalen Bereich fast nur noch im DLF anzutreffen sind.

4.4. Vergleichende und phylogenetische Betrachtungen

Der Vogel nimmt bezüglich der Entwicklung seines Gehirns eine interessante Stellung innerhalb der stammesgeschichtlichen Entwicklung ein, da er sich einerseits bereits sehr früh (Perm) über die fossilen Archosaurier von der Entwicklung des Säugers abtrennt und parallel weiter entwickelt hat, andererseits in seinem Gehirnaufbau noch deutliche Ähnlichkeit mit seinen Vorfahren und deren rezenten Formen (Crocodylia) aufweist. Da keine Übergangsformen zwischen den cynodonten Therapsiden und den Säugern bekannt sind, läßt der Aufbau des Vogelhirns möglicherweise weitere Schlüsse bezüglich der Entwicklung des Säugerhirns, und hier vor allem der corticalen Strukturen, zu. Vogel wie Säuger besitzen in ihrem Telencephalon palliale und striatale Strukturen, die sich in embryologischen Phasen noch ähnlich entwickeln. Während sich jedoch beim Säuger die pallialen Bezirke zu großflächigen Rindenstrukturen differenzieren, treten beim Vogel die pallialen Bereiche gegenüber den striatalen stark zurück. Nur der Wulst, der beim Vogel aus dorsalem Pallium entsteht, hat gewisse Ähnlichkeit mit corticalen Gebilden. Ansonsten entwickeln sich neue striatale Bereiche als Derivate der Basalganglien und bilden die als "Dorsal Ventricular Ridge" (DVR) bezeichneten großen Zellmassen, die lateral vom Ventrikel die Hauptmasse des Vorderhirns ausmachen (zur allgemeinen Übersicht siehe Starck, '82; Karten, '69; Cohen und Karten '74; Northcutt, '81; Ulinski, '83).

Beim Säuger liegen die primären sensorischen Projektionsareale im Neocortex und erhalten einen direkten Input von den spezifischen thalamischen Relaykernen. Beim Vogel wurde bisher nur ein sensorisches (visuelles) Zentrum im Cortex-ähnlichen Wulst beschrieben, während alle anderen sensorischen Projektionen mit thalamischem Ursprung in der DVR enden. An dieser Stelle taucht die Frage auf, ob diese primären sensorischen Projektionsgebiete in Cortex und DVR parallele und unabhängige Entwicklungen waren, oder ob die bereits bei Reptilien entwickelte DVR eine phylogenetisch ältere Vorstufe war, aus der beim Säuger corticale Strukturen hervorgingen. Von Karten ('69) wurde daher die Theorie aufgestellt, daß die Entwicklung der Cortices auf zwei verschiedenen Wegen erfolgte. Erstens eine direkte Differenzierung aus pallialem Gewebe, die beim Säuger zum striatalen und somatosensorischen Cortex führte, und beim Vogel den Wulst bildete, und zweitens eine indirekte, bei der Zellen aus hypopallialem Gewebe beim Vogel zum Ventrikel hin wanderten und dort die sensorischen Gebiete in Ektostriatum und Neostriatum bildeten, und beim Säuger nach lateral ins Pallium auswanderten und sich dort dem Neocortex angliederten bzw. neue Laminae bildeten. Von Kudo et al. ('86) wurde dieser Gedanke fortgeführt und angenommen, daß bei der Entwicklung des Säugercortex die bereits bestehenden sensorischen Zellpopulationen von Ekto- und Neostriatum geschlossen nach lateral ins Pallium auswanderten und dabei ihren topographischen Bezug und die thalamische Verbindung beibehielten. Sie nahmen dies auch für die spezifische vom Ventrobasal-Komplex (VB) ausgehende somatosensorische Projektion an.

Die eigenen experimentellen Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß es im Wulst der Taube neben dem spezifischen visuellen Zentrum auch ein spezifisches somatosensorisches gibt, welches Eigenschaften des VB-SI Komplexes aufweist und nach Karten ('69) eine direkte palliale Entwicklung sein dürfte. Hingegen könnte ein unspezifisches somatosensorisches Gebiet, wie es beim Vogel im DVR vorliegt, die von Kudo et al. ('86) für den Säuger angenommene Auswanderung mitgemacht haben. Während im vorderen Teil des anterioren ectosylvischen Gyrus der Katze hauptsächlich das SII-Gebiet angesiedelt ist, wurden hingegen in dessen hinteren Teil neben somatosensorischen Neuronen mit großen rezeptiven Feldern ohne topographische Abbildung auch zahlreiche multimodale

gefunden, die auf somatische und visuelle (Minciacchi et al., '87) oder auf somatische und akustische (Burton et al., '82) Reizung antworteten. Weiterhin konnte demonstriert werden, daß im Gegensatz zum SII Areal die umliegenden multimodalen Regionen nur von der posterioren thalamischen Kerngruppe (Po) und vom MGmc eine Projektion erhalten, nicht aber vom spezifischen VB-Komplex (Burton und Kopf, '84).

Zusammengenommen ergeben sich zahlreiche Übereinstimmungen dieser unspezifischen Projektionen bei Vogel und Säuger, denn der DLP wird in neuerer Zeit auch von anderen Autoren (Wild, '87b; Korzeniewska, '87) als funktionelles oder homologes Gegenstück zum ebenfalls multimodalen Po diskutiert. Der Po besitzt allerdings Untereinheiten, wovon nur der mediale Teil zu den somatosensorischen Arealen des Cortex projiziert und einen topographisch groben spinalen Input erhält. Andere Subnuclei verarbeiten andere Sinnesmodalitäten und projizieren gezielt oder diffus zu verschiedenen Cortexarealen (siehe auch Macchi et al., '83). Offen bleiben muß dagegen die Frage, ob der dorsolaterale Teil des Ov eine unspezifische Untereinheit darstellt, die dem MGmc und vielleicht auch Teilen des N. reuniens entspricht, für die spinale afferente Verbindungen beschrieben wurden (Künzle und Woodson, '82; Boivie, '71, '79). Kudo et al. ('86) konnten zur Unterstützung ihrer oben genannten Theorie zur Auswanderung sensorischer Gebiete bei einem primitivem Säuger (Opossum) demonstrieren, daß ein Teil des MGmc zum Cortex projiziert, ein anderer Teil jedoch zu basalen Strukturen (Amygdala und Putamen), eine Projektion, die bei höheren Säugern kaum noch vorhanden ist.

Bisher gab es keine Beweise für eine spezifische, dem lemniscalen System zugeordnete, somatosensorische Projektion vom Thalamus zum Vorderhirn des Vogels. Die Befunde dieser Arbeit und die von Wild ('87b) deuten jedoch darauf hin, daß der DIVA funktionell dem VB-Komplex bzw. dem N. ventroposterior lateralis (VPL) und das IHA im rostralen Wulst dem SI-Cortex entspricht. Demnach liegt hier nach der Definition von Noback und Shriver ('65) ein vollständiges lemniscales System mit Neuronen dritter und vierter Ordnung vor, wie es für das somatosensorische System bisher nur beim Säuger gegeben war. Bei Reptilien (Krokodilen) wurde eine thalamotelencephale somatosensorische Projektion bisher nur zur DVR

nachgewiesen (Northcutt, '81; Pritz und Northcutt, '80). Das Projektionsareal des Nucleus medialis, der sowohl eine Projektion vom Rückenmark, als auch von der Obex-Region erhält, liegt ähnlich wie bei der Taube zwischen dem akustischen und visuellen Projektionsfeld. Außer zum Nucleus medialis sind bei einer anderen Spezies der Reptilien (*Varanus exanthematicus*) auch spinothalamische Projektionen zu den thalamischen Nuclei dorsomedialis, ventrolateralis, dorsolateralis und intermedius dorsalis beschrieben worden (Hoogland, '81). Bulbothalamische Projektionen wurden in der gleichen Spezies zum N. intermedius dorsalis und N. ventrolateralis nachgewiesen (Hoogland, '82). Alle diese Strukturen erhalten aber einen heterogenen Input und sind wie der DLP beim Vogel als unspezifische Gebiete eingestuft worden. Der einzige thalamische Relaykern, der als spezifisch gilt, ist der dorsale Teil des Nucleus geniculatum laterale, der einen retinalen Input erhält und bei der Schildkröte zum dorsalen Cortex projiziert, bei anderen Echsen jedoch zur DVR (Northcutt, '81).

Zudem besteht offenbar auch bei den Reptilien eine enge Beziehung zwischen den somatosensorischen und auditorischen Projektionen zum DVR, wie dies von Belekova und Mitarbeitern ('83) anhand Untersuchungen an der Schildkröte diskutiert wurde.

4.5. Schlußfolgerungen

Die in dieser Arbeit erzielten Befunde lassen, zusammen mit den aus früheren Untersuchungen hinzugezogenen Erkenntnissen, folgenden Schlußfolgerungen zu:

Beide somatosensorischen Gebiete im Vorderhirn der Taube besitzen eine Region primärer Repräsentation, jedoch ist nur das vordere im rostralen Wulst ein spezifisch somatosensorisches, in dem keine optische und, wenn überhaupt, nur geringfügig akustische Information verarbeitet wird.

Die relativ kleinen rezeptiven Felder und die topographische Repräsentation der Körperoberfläche lassen den rostralen Wulst eher

homolog zum SI-Cortex des Säugers erscheinen als das hintere Gebiet. Die massive Projektion des DIVA zum IHA und seine interne Organisation birgt offenbar ebenfalls eine somatotope Gliederung. Er erhält Afferenzen von den Hinterstrangkernen und direkt vom Rückenmark und seine anatomische Lage rostral vom DLP ist ähnlich der des VPL zum Po beim Säuger. Der Po enthält zwar mehrere mehr oder weniger spezifische Subnuclei, jedoch scheint der DIVA des Vogels keine Subpopulation des DLP zu sein, da er, wie der VPL, nur zu spezifischen sensorischen Repräsentationsgebieten projiziert.

Die Läsionsexperimente und die damit kombinierten anatomischen Untersuchungen lassen den Schluß zu, daß nur dorsale spinale Bahnen über den DIVA zum IHA projizieren. Das Schema in Abbildung 79A gibt eine Zusammenfassung der Bahnen, die über den DIVA in das spezifische somatosensorische Areal einmünden. Die Signale von Flügel und Bein nehmen dabei zum Teil unterschiedliche Wege. Der Verlauf der primären Afferenzen über den dorsalen Funiculus ist für beide Extremitäten gleich, jedoch ist die Anzahl der lumbalen Axone, die bis zu den Hinterstrang-Kernen ziehen, deutlich geringer. Ein echtes sekundäres DF-System mit Ursprung in den mechano-sensiblen Neuronen der Lamina IV und mit Termination in den DCN existiert bei der Taube nur für die vorderen Extremitäten. Ein kleiner Teil der postsynaptischen Fasern (ca. 5-10%) nimmt seinen Weg über den DLF.

Axone der lumbalen Lamina IV Neurone ziehen über dorsale Bahnen (DF/DLF) nur bis zur Höhe der cervicalen Verdickung, um hier auf Neurone umzuschalten, deren Axone über den DLF zu den DCN aufsteigen. Für eine zusätzliche Umschaltung lumbaler Afferenzen spricht auch die im Wulst deutlich größere Latenzzeit der vom Bein kommenden Signale gegenüber denen des Flügels. An dieser Stelle zeigt sich ein deutlicher Unterschied zum Säuger, bei dem das postsynaptische DF-System der hinteren Extremitäten fast ebenso gut entwickelt ist wie das der vorderen und im Fasciculus gracilis zu den Relay-Kernen des GC-Komplexes projiziert.

Vom DCN der Taube geht eine massive gekreuzte Projektion über den medialen Lemniscus zum DIVA, wie sie beim Säuger zum VPL besteht. Zusätzlich bekommt der DIVA einen Input über eine spinothalame Bahn (unterbrochene Linie), die jedoch aufgrund neuerer Befunde nur schwach entwickelt ist und nicht als eine lemniscale neospinothalame Bahn angesehen werden kann.

Diese anatomischen Verbindungen, aber auch einige funktionelle Aspekte, geben diesem System einen lemniscalen Charakter und lassen es, bis auf die unterschiedliche lumbale Projektion, als eine Entwicklung erscheinen, die homolog zu der beim Säuger etablierten Projektion ist, die über den Hinterstrang, den medialen Lemniscus und den VPL zum SI- und SII-Areal führt. Wie Eingangs erwähnt, ziehen beim Vogel wie beim Säuger nur primäre Afferenzen mit dicken Fasern (A β) ausgehend von Mechano-Rezeptoren in den Hinterstrang. Die sekundären DF-Axone nehmen ihren Ursprung nur in den Lamina IV Neuronen, die ebenfalls nur mit Mechano-Rezeptoren in Verbindung stehen. Auch die Latenzzeiten der im Wulst abgeleiteten Zellantworten läßt nur einen afferenten Zustrom über dicke Fasern (A β , 30m/s) zu.

Die somatosensorische Repäsentation im caudalen Telencephalon zeichnet sich aus durch das Überwiegen großer rezeptiver Felder, das Fehlen einer topographischen Ordnung und durch die Konvergenz von Sinnen unterschiedlicher Modalität. Neben diesen Charakteristiken spricht auch die Beteiligung mehrerer spinaler Bahnen, das größere Latenzzeitspektrum der evozierten Zellantworten und die teilweise sehr aufgelockerte Struktur für die Einstufung dieses Gebietes als nicht spezifisch somatosensorisch. Obwohl sich dieses Gebiet sowohl elektrophysiologisch anhand der Zellantwort-Latenzen, als auch anatomisch in eine Eingangsregion (NI/NC) und eine zweite nachgeschaltete sekundäre Station (HV) unterteilen läßt, sind keine Unterschiede im Hinblick auf die genannten Merkmale zu treffen.

Die Eingangsregion im Bereich des caudalen NI und rostroventralen NC erhält Afferenzen aus dem caudalen DLP und zum Teil auch aus dem dorsolateralen Abschnitt des Ov. Nur relativ wenige Neurone tragen zu dieser Projektion bei. Inwieweit der Ov, der bezüglich

seiner Verarbeitung akustischer Signale gut erforscht ist, auch an der Verarbeitung somatosensorischer Information beteiligt ist, läßt sich nicht beurteilen, da hierzu bisher keine Untersuchungen vorliegen. Auch ist über eine direkte spinale Projektion zum Ov bisher nichts bekannt, jedoch gibt es Hinweise (mündliche Mitteilung von Wild, 3.12.87) für eine afferente Verbindung des, den Ov umgebenden, N. paraventricularis semilunaris zum N. intercollicularis, der wiederum einen Input von den DCN und möglicherweise auch vom Rückenmark erhält. In Abbildung 79B, in der die wichtigsten somatosensorischen Verbindungen zum caudalen Vorderhirn dargestellt sind, ist dieser Eingang daher noch mit einem Fragezeichen versehen.

Aus den elektrophysiologischen Versuchen mit spinalen Läsionen ging hervor, daß sowohl über dorsale Bahnen (DF/DLF) als auch über mehr ventrolaterale, ipsi- wie kontralaterale Bahnen Informationen zum caudalen Gebiet gelangen können. Es besteht offenbar eine starke Konvergenz dieser Bahnen auf Neurone im NI/NC oder bereits im DLP oder Ov, da an einzelnen Neuronen die Beteiligung mehrerer Bahnen beobachtet werden konnte. Hier kommt allerdings auch die Möglichkeit von Zellverbänden in Clusterform in Betracht, wie sie für den Vogel beschrieben sind (siehe Ulinzky, '83). Solche Cluster könnten eine funktionelle oder elektrische Einheit bilden, trotzdem einzelne Zellen einen unterschiedlichen afferenten Input erhalten.

In welcher Weise die nicht-lemniscalen, und wahrscheinlich vielfältigen, Verbindungen zwischen Rückenmark und Thalamus über zwischengeschaltete Strukturen organisiert sind, läßt sich derzeit noch nicht sagen. Die anatomischen Befunde zum Verlauf und Ursprung der aufsteigenden Bahnen, sowie anatomischen Befunde von Necker ('87), lassen zumindest die Annahme zu, daß spinoreticuläre, -mesencephale und -solitäre Projektionen existieren. Von den Hinterstrang-Kernen geht auch eine Projektion zum DLP, jedoch ist diese wesentlich schwächer dimensioniert, als die zum DIVA. Somatische Informationen, welche im DF übermittelt werden, könnten außer vom DLP auch vom rostralen Wulst über die nachgewiesene intratellencephale Verbindung ins caudale Gebiet gelangen.

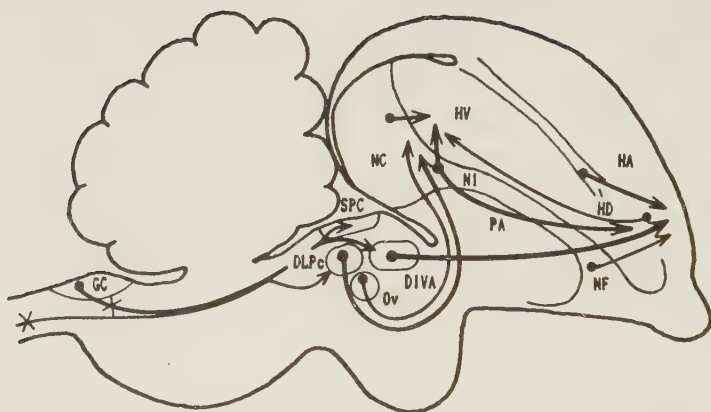


Abb. 80: Schematische Darstellung der afferenten und intratelencephalen Verbindungen der beiden somatosensorischen Vorderhirn-Areale in einer sagittalen Schnittebene durch das Gehirn der Taube in einem Bereich von ca. 1 mm lateral der Mittellinie.

Die thalamotelencephalen und intratelencephalen Verbindungen, wie sie sich anhand dieser Untersuchungen ergeben haben, sind in Abbildung 80 zusammengefaßt.

Somatosensorische Signale, die Zellantworten im caudalen Gebiet mit kürzerer Latenz als im Wulst auslösen, werden über laterale aufsteigende Bahnen im Rückenmark geleitet und sind schneller als solche, die über den dorsalen Funiculus laufen. Auch beim Säuger wurden im lateralen Funiculus schneller leitende Bahnen festgestellt. Man nimmt an, daß diese schnellere, aber meist weniger diskriminative Übertragung, wie sie zum Beispiel für den spino-cervicalen Trakt gilt, eine Vorbereitung der sensorischen Zielgebiete auf eine nachfolgende detailliertere Information auslöst. Eine solche schnelle Verbindung mit der Funktion, die Aufmerksamkeit zu erhöhen, könnte über den DLP zum caudalen somatosensorischen Gebiet gegeben sein, aber auch über die Projektion vom caudalen Gebiet (NI/NC) zum Wulst.

Unter weiterer Berücksichtigung der Theorien von Karten ('69) und Kudo et al. ('86) bezüglich der Cortexentwicklung, lassen die elektrophysiologischen und anatomischen Befunde den Schluß zu, daß eine homologe Beziehung zwischen dem DLP und dem somatosensorischen DVR beim Vogel und dem Po und Teilen des vorderen ectosylvischen Gyrus beim Säuger (Katze) besteht.

Die deutlichen Unterschiede zwischen den beiden somatosensorischen Gebieten lassen eine verschiedenartige Funktion vermuten. Das vordere Areal dürfte wie die hauptsensorischen Regionen im Cortex der Säuger der spezifischen Verarbeitung taktiler, mechanosensitiver Information dienen. Außerdem scheint eine direkte Kopplung zu einer motorischen Ausgangsebene im medialen HA zu bestehen, von der Efferenzen ähnlich wie bei der Pyramidenbahn des Säugers unter Abgabe von Kollateralen nach Strukturen in Mittelhirn und Medulla bis ins cervicale Rückenmark ziehen. Nicht getrennte sensorische und motorische Cortexareale kommen auch niederen Säugern (Opossum, Schnabeltier) vor (siehe Starck, '82). Hier könnten gezielte motorische Reaktionen in programmäßig ablaufende Bewegungen eingreifen.

Das hintere Gebiet scheint Regionen höherer Integration zu enthalten und dient wohl eher dem Erlernen und Auslösen von Reaktionsmustern, die von dem vorderen Gebiet moduliert werden. Dies könnten schnelle motorische Reaktionen in bestimmten Situationen während des Fluges sein, wie Turbulenzen auf der Körperoberseite, aber auch Fluchtreaktionen, die durch akustische oder optische Reize, oder durch großflächige Berührungen auf der Körperoberseite ausgelöst werden.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Mit kombinierten elektrophysiologischen und neuroanatomischen Experimenten sollten einige Gesichtspunkte der zentralen somato-sensorischen Informationsverarbeitung beim Vogel erarbeitet werden. Zum einen sollten die zwei bis dahin zwar bekannten, aber noch nicht mit Zellableitungen untersuchten Repräsentationen im Vorderhirn genauer lokalisiert und charakterisiert werden, und zum anderen war beabsichtigt, auch den Weg der somatischen Information vom Rückenmark zum Vorderhirn aufzuzeigen.

Die elektrophysiologische Untersuchung des Vorderhirns der Taube erfolgte mittels Ableitung von evozierten Feldpotentialen und Single- und Multi-Unit Entladungen. Um Narkose-Einflüsse zu vermeiden, wurden die meisten Registrierungen an wachen Versuchstieren vorgenommen. Für die somatische Reizung wurden drei verschiedene Verfahren gewählt: Eine elektrische Reizung erfolgte subcutan in der Nähe jeweils eines Hautnerven an allen vier Extremitäten. Um einen natürlichen Reiz zu geben, wurde die kontralaterale Körperbefiederung mit einem Luftstoß an fünf verschiedenen Stellen gereizt. Diese beiden Reizarten konnten in getriggelter Form gegeben werden und wurden während eines computer-gesteuerten, automatischen Messbetriebs eingesetzt. Der automatische Betrieb diente zur großräumigen Durchforstung des Vorderhirns nach somatosensorischen Neuronen. Erste auf diese Weise ermittelte Befunde bezüglich einer Somatotopie und der Größe rezeptiver Felder wurden, soweit dies am wachen Tier möglich war, durch Zellregistrierungen bei manueller Reizung untermauert.

Zusätzlich zu den somatischen Reizen wurden einfache akustische (Klick-Laut) und optische Reize (Licht-Blitz) gegeben, um die Spezifität der somatosensorischen Informationsverarbeitung zu testen. Dies erfolgte teils auch in Form von Kombinationsreizen (akust./somat.) um inhibitorische Aktivitäten bei der multimodalen Konvergenz besser sichtbar zu machen.

Durch partielle Läsionen der spinalen, weißen Substanz im oberen Cervicalmark konnte demonstriert werden, welche spinalen Bahnen in Systeme integriert sind, die zum vorderen oder hinteren telencephalen Repräsentationsgebiet projizieren. In einigen dieser

Experimente wurden außer aus dem Vorderhirn auch aus den Hinterstrang-Kernen Feldpotentiale abgeleitet.

Kombiniert wurden die elektrophysiologischen Experimente mit anatomischen Untersuchungen, bei denen neuronale Tracer (HRP, WGA-HRP, FB, RITC) für den retrograden intraneuronalen Transport eingesetzt wurden. Es erfolgten Injektionen in die zuvor charakterisierten Vorderhirn-Areale, um deren afferente (thalamische) Verbindungen zu ermitteln und es wurden Injektionen in die Hinterstrang-Kerne vorgenommen und durchtrennte Bahnen im Rückenmark mit HRP behandelt, um den Ursprung der weit aufwärts projizierenden spinalen Bahnen zu demonstrieren.

Die Untersuchungen ergaben, daß die beiden somatosensorischen Repräsentationsgebiete im Vorderhirn der Taube deutlich verschieden sind. Dies betrifft nicht nur ihre anatomische Lage und ihren inneren Aufbau, das hintere liegt im medialen NI, NC und HV des "Dorsal Ventricular Ridge" und das vordere im lateralen HA im rostralen "Wulst", sondern auch die Art der neuronalen Informationsverarbeitung.

Das vordere Gebiet ist spezifisch somatosensorisch und zeigt nur eine geringe Reaktion auf eine akustische oder visuelle Reizung. Es weist eine somatotope Ordnung in der Weise auf, daß von der Gehirnoberfläche nach ventral hauptsächlich die kontralaterale Körperoberfläche von rostral nach caudal repräsentiert ist, und die einzelnen Neurone haben relativ kleine rezeptive Felder. Der afferente Zustrom beginnt anhand der Latenzzeiten der evozierten Zellantworten in der Peripherie wohl nur über dicke Fasern vom A β -Typ. Läsionsversuche und anatomische Untersuchungen ergaben weiterhin, daß nur dorsale Bahnen an dieser Projektion beteiligt sind, und dabei primäre und sekundäre Flugelafferenzen hauptsächlich über den DF laufen, wohingegen sekundäre lumbale Afferenzen nach einer zusätzlichen Umschaltung im Bereich der cervicalen Intumeszenz als tertiäre Fasern ihren Weg zu den Hinterstrang-Kernen im DLF fortsetzen. Demnach gibt es ein postsynaptisches Hinterstrang-System im eigentlichen Sinne beim Vogel nur für den cervicalen Bereich und außerdem ist die primäre lumbale DF-Projektion deutlich schwächer als beim Säuger. Die Fortsetzung

dieser Projektion ausgehend von den DCN geschieht über den Lemniscus medialis hin zum kontralateralen DIVA, der, offenbar in topographischer Form, nur zum lateralen HA (IHA) im rostralen Wulst projiziert.

Das caudale somatosensorische Gebiet ist nicht spezifisch, da ein großer Teil der Neurone auch einen akustischen und teils auch optischen Input erhält, es läßt eine somatotopie Ordnung vermissen und zeichnet sich aus durch große, oft die ganze kontralaterale und teils auch ipsilaterale Körperoberfläche einnehmende, rezeptive Felder. Es unterteilt sich in eine Eingangsregion (NI/NC), die Afferenzen von den thalamischen Nuclei DLP und Ov erhält und in eine, der Eingangsregion nachgeschaltete, sekundäre Station im HV. Der spinale Informationsfluß zum caudalen Gebiet läuft beidseitig über dorsale wie ventrale Bahnen, wobei die ventrolateralen und dorsolateralen schneller sind als der DF.

Die anatomischen Untersuchungen des Rückenmarks haben gezeigt, daß außer dem bereits genannten cervicalen sekundären Hinterstrangsystem mit Ursprung in der medialen Lamina IV, auch noch andere dem Säuger ähnliche Bahnen existieren. So projizieren Neurone der Laminae I und V-VIII hauptsächlich in die dorsolateralen Funiculi und haben, wie die entsprechenden Bahnen beim Säuger, ihre Termination überwiegend in der Formatio reticularis und zum Teil im Mittelhirn. Eine direkte spinothalamische Verbindung über dorsale und ventrale, laterale Bahnen ist nur schwach vertreten. Deutlich vom Säuger verschieden sind offenbar die spinocerebellären Projektionen. Neurone der Clarke'schen Säule und ebenso die "Spinal Border Cells" der lateralen Lamina VII projizieren beim Vogel in der lumbalen Verdickung in den kontralateralen Seitenstrang, in der cervicalen dagegen in den ipsilateralen. Alle Bahnen verlagern ihre Position hirnwärts in die dorsalen Bereiche der lateralen Funiculi.

Die Ergebnisse dieser Arbeit wurden auch im Zusammenhang mit phylogenetischen Fragestellungen bezüglich der Vorderhirn-Entwicklung bei Vogel und Säuger diskutiert, und vergleichende Betrachtungen im Hinblick auf homologe Strukturen vorgenommen. Demnach entspricht das vordere somatosensorische Repräsentationsgebiet im rostralen Wulst mit seinen Verbindungen über Hinter-

strang und DIVA der lemniscalen Projektion beim Säuger, die ebenfalls über den Hinterstrang und den medialen Lemniscus zum spezifischen VPL-Kern im Thalamus geht und von da aus die corticalen Bereiche SI und SII erreicht.

Das hintere Gebiet in der DVR dürfte Teilen des vorderen ectosylvischen Gyrus (Katze) entsprechen, da es sehr ähnliche neuronale Verarbeitung zeigt und afferente Verbindung zu Strukturen im Thalamus hat (DLP, Ov), die wiederum Strukturen im Säugerthalamus (Po, MGmc) mit Projektion zum anterioren ectosylvischen Gyrus entsprechen.

Es hat sich gezeigt, daß, trotz der recht unterschiedlichen anatomischen Entwicklung der Telencephali bei Vogel und Säuger, funktionell und anatomisch ähnliche Strukturen existieren, die zwar nicht exakt der Definition homologer Systeme entsprechen, aber doch auf Vorstufen in stammesgeschichtlich gemeinsamen Vorläufern zurückzuführen sind, und zumindest als homoplastische Entwicklungen anzusehen sind. Dies gilt für die bereits genauer erforschten visuellen und akustischen Systeme, aber auch, wie diese Studie zeigt für das somatosensorische System des Vogels.

6. LITERATURLISTE

- Adamo, N.J., and R.L. King (1967) Evoked responses in the chicken telencephalon to auditory, visual, and tactile stimulation. *Exp. Neurol.* 17: 498-504.
- Akker van den, L.M. (1970) An anatomical outline of the spinal cord of the pigeon. Van Gorcum & Comp. Assen, pp.1-113.
- Apkarian, A.V., R.T. Stevens, and C.J. Hodge (1985) Funicular location of ascending axons of lamina I cells in the cat spinal cord. *Brain Res.* 334, 160-164.
- Arends, J.J.A., and H.P. Zeigler (1986) Anatomical identification of an auditory pathway from a nucleus of the lateral lemniscal system to the frontal telencephalon (nucleus basalis) of the pigeon. *Brain Res.* 398, 375-381.
- Ariens Kappers, C.U., G.C. Huber and E.C. Crosby (1936) *The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates including Man.* MacMillan, London.
- Bagnoli, P., and A. Burkhalter (1983) Organisation of the afferent projections to the Wulst in the pigeon. *J. comp. Neurol.* 214: 103-113.
- Baker, M.L., and G.J. Giesler, Jr. (1984) Anatomical studies of the spinocervical tract of the rat. *Somatosens. Res.* 2, 1-18.
- Belekhova, M.G., V.D. Zharskaja, A.S. Khachunts, G.V. Gaidaenko and N.L. Tumanova (1985) Connections of the mesencephalic, thalamic and telencephalic auditory centers in turtles. Some structural bases for audiosomatic interrelations. *J. Hirnforsch.* 26, 127-152.
- Bennett, G.J., G.W. Lu, N. Nishikawa and R. Dubner (1983) Cat spinal dorsal horn neurons with branched axons ascending both the dorsal and the dorsolateral funiculi. *Soc Neurosci Abstr.* 9, 472.
- Bennett, G.J., Z. Seltzer, G.-W. Lu, N. Nishikawa, and R. Dubner (1983) The cells of origin of the dorsal column postsynaptic projection in the lumbosacral enlargements of cats and monkeys. *Somatosens. Res.* 1, 131-149.
- Berk, M.L., and R.F. Hawkin (1985) Ascending projections of the mammillary region in the pigeon: Emphasis on telencephalic connections. *J. comp. Neur.* 239: 330-340.
- Biederman-Thorson, M. (1970) Auditory responses of units in the ovoid nucleus and cerebrum (field L) of the ring dove. *Brain Res.* 24, 247-256.
- Bigalke-Kunz, B., R. Rübsamen and G.J. Dörrscheid (1987) Tonotopic organisation and functional characterisation of the auditory thalamus in a songbird, the european starling. *J. comp. Physiol. A* 161, 255-265.

- Bilo, D., G. Best, J. Schönenberger and W. Nachtigall (1972) Zur Methode der Halothan-Inhalationsnarkose bei Vögeln (Taube und Wellensittich). *J. comp. Physiol.* 79, 137-152.
- Boivie, J. (1971) The termination of the spinothalamic tract in the cat. An experimental study with silver impregnation methods. *Exp. Brain Res.* 12, 331-353.
- Boivie, J. (1979) An anatomical reinvestigation of the termination of the spinothalamic tract in the monkey. *J. comp. Neurol.* 186, 343-370.
- Boivie, J.J.G., and E.R. Perl (1975) Neural substrates of somatic sensation. In: *Physiology, Series one, Vol. 3: Neurophysiology*. C.C. Hunt (Ed.), Butterworth and Co, Ltd. London, 1975, pp. 303-411.
- Bonke, B.A., D. Bonke and H. Scheich (1979) Connectivity of the auditory forebrain nuclei in the guinea fowl (*Numida meleagris*). *Cell Tissue Res.* 200, 101-121.
- Bradley, P., D.C. Davies, and G. Horn (1985) Connections of the hyperstriatum ventrale of the domestic chick (*Gallus domesticus*). *J. Anat.* 140: 577-589.
- Brown, A.G. (1981) *Organisation of the Spinal Cord*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 1981.
- Brown, A.G., and R.E.W. Fyffe (1981) Form and function of dorsal horn neurons with axons ascending the dorsal columns in cat. *J. Physiol.* 321, 31-47.
- Brown, A.G., R.E.W. Fyffe, R. Noble, P.K. Rose and P.J. Snow (1980) The density, distribution and topographical organisation of spinocervical tract neurons in the cat. *J. Physiol. (Lond)* 300, 409-428.
- Burck, H.C. (1980) *Histologische Technik*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1966.
- Bryan, R.N., J.D. Coulter and W.D. Willis (1974) Cells of origin of the spinocervical tract in the monkey. *Exp. Neurol.* 42, 574-586.
- Burton, H., and E.M. Kopf (1984) Connections between the thalamus and the somatosensory areas of the anterior ectosylvian gyrus in the cat. *J. comp. Neurol.* 224, 173-205.
- Burton, H., G. Mitchell and D. Brent (1982) Second somatic sensory area in the cerebral cortex of cats: Somatotopic organization and cytoarchitecture. *J. comp. Neurol.* 210, 109-135.
- Carstens, E., and D.L. Trevino (1978) Laminar origins of spinothalamic projections in the cat as determined by retrograde transport of horseradish peroxidase. *J. comp. Neurol.* 182, 151-166.
- Casini, G., V.P. Bingman, and P. Bagnoli (1986) Connections of the pigeon dorsomedial forebrain studied with WGA-HRP and ³H-proline. *J. comp. Neur.* 245: 454-470.

- Chapin, J.K., B.D. Waterhouse and D.J. Woodward (1981) Differences in cutaneous sensory response properties of single somatosensory cortical neurons in awake and halothan-anaesthetized rats. *Brain Res. Bull.* 6, 63-70.
- Cohen, D.H., and H.J. Karten (1974) The structural organisation of the avian brain: An overview. In: *Birds: Brain and Behavior*. J.J. Goodman and M. Schein (Eds.), Mora Press, New York, London.
- Dart, A.M., and G. Gordon (1973) Some properties of spinal connections of the cat's dorsal column nuclei which do not involve the dorsal columns. *Brain Res.* 58, 61-68.
- Delius, J.D., and K. Bennetto (1972) Cutaneous sensory projections to the avian forebrain. *Brain Res.* 37: 205-221.
- Delius, J.D., T.E. Runge and H. Deckinghaus (1979) Short-latency auditory projection to the frontal telencephalon of the pigeon. *Exp. Neurol.* 63, 594-609.
- Dubbeldam, J.L., C.S.M. Brauch, and A. Don (1981) Studies on the somatotopy of the trigeminal system in the mallard, *Anas platyrhynchos* L. III. Afferents and organisation of the nucleus basalis. *J. comp. Neur.* 196: 391-405.
- Ehrlich, D., and R. Mark (1984) An atlas of the primary visual projections in the brain of the chick, *Gallus gallus*. *J. comp. Neurol.* 223: 592-610.
- Erulkar, S.D. (1955) Tactile and auditory areas in the brain of the pigeon. *J. comp. Neur.* 103: 421-458.
- Felix, B., and T. Roesch (1986) Telencephalic bill projections in the landes goose. *Somatosens. Res.* 4: 141-152.
- Felix, B., S. Kesar, and T. Roesch (1983) Central localisation of somatic evoked responses in landes goose. *Exp. Brain Res.* 53: 173-182.
- Fitzgerald, M. (1981) A study on the cutaneous afferent input to substantia gelatinosa. *Neuroscience* 6, 2229-2237.
- Funke, K. (1983) Die Bedeutung der Hinterstrangbahn für die Somatosensorik des Vogels. Diplom-Arbeit, Ruhr-Universität Bochum.
- Gamlin, P.D.R., and D.H. Cohen (1986) A second ascending visual pathway from the optic tectum to the telencephalon in the pigeon (*Columba livia*). *J. comp. Neur.* 250: 296-310.
- Giesler, G.J., Jr., and R.P. Elde (1985) Immunocytochemical studies of the peptidergic content of fibers and terminals within the lateral spinal and lateral cervical nuclei. *J. Neurosci.* 5, 1833-1841.
- Giesler, G.J., Jr., D. Menetrey and A.I. Basbaum (1979) Differential origins of spinothalamic tract projections to medial and lateral thalamus in the rat. *J. comp. Neurol.* 184, 107-125.

- Giesler, G.J., Jr., R.L. Nahin, and A.M. Madsen (1984) Postsynaptic dorsal column pathway of the rat. I. Anatomical studies. *J. Neurophysiol.* 51, 260-275.
- Giesler, G.J., Jr., R.P. Yezierski, K.D. Gerhart and W.D. Willis (1981) Spinothalamic tract neurons that project to medial and/or lateral thalamic nuclei: Evidence for a physiologically novel population of spinal cord neurons. *J. Neurophysiol.* 46, 1285-1308.
- Güntürkün, D. (1984) Evidence for a third primary visual area in the telencephalon of the pigeon. *Brain Res.* 294, 247-254.
- Hoogland, P.V. (1981) Spinothalamic projections in a lizard, *Varanus exanthematicus*: An HRP-study. *J. comp. Neurol.* 198, 7-12.
- Hoogland, P.V. (1982) Brainstem afferents to the thalamus in a lizard, *Varanus exanthematicus*. *J. comp. Neur.* 210: 152-162.
- Huber, J.F. (1936) Nerve roots and nuclear groups in the spinal cord of the pigeon. *J. comp. Neurol.* 65, 43-91.
- Hunt, S.P., and K.E. Webster (1972) Thalamo-hyperstriate interrelations in the pigeon. *Brain Res.* 44: 647-651.
- Hunt, S.P., and H. Künzle (1976) Observations on the projections and intrinsic organisation of the pigeon optic tectum: An autoradiographic study based on anterograde and retrograde, axonal and dendritic flow. *J. comp. Neur.*, 170: 153-172.
- Hylden, J.L.K., H. Hayashi and G.J. Bennett (1986a) Lamina I spinomesencephalic neurons in the cat ascend via the dorso-lateral funiculi. *Somatosensory Res.* 4, 31-41.
- Hylden, J.L.K., H. Hayashi, G.J. Bennett and R. Dubner (1985) Spinal lamina I neurons projecting to the parabrachial area of the cat midbrain. *Brain Res.* 336, 195-198.
- Hylden, J.L.K., H. Hayashi, R. Dubner and G.J. Bennett (1986b) Physiology and morphology of lamina I spinomesencephalic projection. *J. comp. Neurol.* 247, 505-515.
- Jones, M.W., C.J. Hodge Jr., A.V. Apkarian and R.T. Stevens (1985) A dorsolateral spinothalamic pathway in cat. *Brain Res.* 335, 188-193.
- Jones, M.W., A.V. Apkarian, R.T. Stevens and C.J. Hodge Jr. (1987) The spinothalamic tract: An examination of the cells of origin of the dorsolateral and ventral spinothalamic pathways in cats. *J. comp. Neurol.* 260, 349-361.
- Karten, H.J. (1963) Ascending pathways from the spinal cord in the pigeon (*Columba livia*). *Int. Kongr. Zool.* p. 23.
- Karten, H.J. (1968) The ascending auditory pathway in the pigeon (*Columba livia*). II. Telencephalic projections of the nucleus ovoidalis thalami. *Brain Res.* 11, 134-153.

- Karten, H.J. (1969) The organisation of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. In: Comparative and Evolutionary Aspects of the Vertebrate Central Nervous System. C. Noback and J. Petras, (Eds.), Ann. New York Acad. Sci., 167: 164-179.
- Karten, H.J. (1971) Efferent projections of the Wulst of the owl. Anat. Rec., 169: 353.
- Karten, H.J., and A.M. Revzin (1966) The afferent connections of the nucleus rotundus in the pigeon. Brain Res. 2: 368-377.
- Karten, H.J., and W. Hodos (1967) A Stereotactic Atlas of the Brain of the Pigeon. John Hopkins Press, Baltimore, 1967.
- Karten, H.J., M. Konishi and J.D. Pettigrew (1978) Somatosensory representation in the anterior Wulst of the owl (Speotyto cunicularis). Soc. Neurosci. Abstr. 4, 554.
- Karten, H.J., W. Hodos, W.J.H. Nauta, and A.M. Revzin (1973) Neural connections of the "visual Wulst" of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotyto cunicularia*). J. comp. Neur. 150: 253-278.
- Katz, D.M., and H.J. Karten (1983) Visceral representation within the nucleus of the tractus solitarius in the pigeon, *Columba livia*. J. comp. Neurol. 218, 42-73.
- Kemplay, S.K., and K.E. Webster (1986) A qualitative and quantitative analysis of the distributions of cells in the spinal cord and spinomedullary junction projecting to the thalamus of the rat. Neuroscience 17, 769-789.
- Kevetter, G.A., L.H. Haber, R.P. Yezierski, J.M. Chung, R.F. Martin and W.D. Willis (1982) Cells of origin of the spino-reticular tract in the monkey. J. comp. Neurol. 207, 61-74.
- Kirsch, M., R.B. Coles and H.-J. Leppelsack (1980) Unit recordings from a new auditory area in the frontal neostriatum of the awake starling (*Sturnus vulgaris*). Exp. Brain Res. 38, 375-380.
- Kitt, C.A., and S.E. Brauth (1982) A paleostriatal-thalamic-telencephalic path in pigeons. Neurosci. 7: 2735-2751.
- Kitt, C.A., and S.E. Brauth (1986a) Telencephalic projections from midbrain and isthmal cell groups in the pigeon. I. Locus coeruleus and subcoeruleus. J. comp. Neurol. 247, 69-91.
- Kitt, C.A., and S.E. Brauth (1986b) Telencephalic projections from midbrain and isthmal cell groups in the pigeon. II. The nigral complex. J. comp. Neurol. 247, 92-110.
- Korzeniewska, E. (1987) Multisensory integration in the thalamus of the pigeon (*Columba livia*). Neurosci. Lett. 80, 55-60.
- Kudo, M., K.K. Glendenning, S.B. Frost and R.B. Masterton (1986) Origin of mammalian thalamocortical projections. I. Telencephalic projections of the medial geniculate body in the opossum (*Didelphis virginiana*). J.comp.Neurol. 245, 176-197.

- Kühn, A., und W. Trendelenburg (1911) Die exogenen und endogenen Bahnen im Rückenmark der Taube. Arch. Anat. Physiol., pp. 35-48.
- Künzle, H., and W. Woodson (1982) Mesodiencephalic and other target regions of ascending spinal projections in the turtle, *Pseudemys scripta elegans*. J. comp. Neurol. 212,349-364.
- Kulics, A.T., and L.J. Cauller (1986) Cerebral cortical somato-sensory evoked responses, multiple unit activity and current source-densities: their interrelationships and significance to somatic sensation as revealed by stimulation of the awake monkey's hand. Exp. Brain Res. 62, 46-60.
- Kumazawa, T., and E.R. Perl (1978) Excitation of marginal and substantia gelatinosa neurons in the primate spinal cord: Indications of their place in the dorsal horn functional organisation. J. comp. Neurol. 177, 417-434.
- Kumazawa, T., E.R. Perl, P.R. Burgess and D. Whitehorn (1975) Ascending projections from marginal zone (lamina I) neurons of the spinal dorsal horn. J. comp. Neurol. 162, 1-12.
- Leonard, R.B., and D.H. Cohen (1975a) A cytoarchitectonic analysis of the spinal cord of the pigeon (*Columba livia*). J. comp. Neurol. 163, 159-180.
- Leonard, R.B., and D.H. Cohen (1975b) Spinal terminal fields of dorsal root fibres in the pigeon (*Columba livia*). J. comp. Neurol. 163, 181-192.
- Light, A.R., and R.G. Durkovic (1984) Features of laminar and somatotopic organisation of lumbar spinal cord units receiving cutaneous inputs from hindlimb receptive fields. J. Neurophysiol. 52, 449-458.
- Lu, G.-W., G.J. Bennett, N. Nishikawa and R. Dubner (1985) Spinal neurons with branched axons traveling in both the dorsal and the dorsolateral funiculus. Exp. Neurol. 87, 571-577.
- Macchi, G., A. Rustioni and R. Spreafico (1983) Somatosensory Integration in the Thalamus. A re-evaluation based on the new methodological approaches. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, New York, Oxford.
- Mahon Mc, S.B., and P.D. Wall (1983) A system of rat spinal cord lamina I cells projecting though the contralateral dorsolateral funiculus. J. comp. Neurol. 214, 217-223.
- Maxwell, J.H., and A.M. Granda (1979) Receptive fields of movement-sensitive cells in the pigeons thalamus. In: Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon. A.M. Granda and J.H. Maxwell (Eds.), Plenum Press, New York, 1979, pp. 177-197.
- Menetrey, D., and A.I. Basbaum (1987) Spinal and trigeminal projections to the nucleus of the solitary tract: A possible substrate for somatovisceral and viscerovisceral reflex activation. J. comp. Neurol. 255, 439-450.

- Menetrey, D., A. Chaouch and J.M. Besson (1980) Location and properties of dorsal horn neurons at origin of spinoreticular tract in lumbar enlargement of the rat. *J. Neurophysiol.* 44, 862-877.
- Menetrey, D., F. Roudier and J.-M. Besson (1983) Spinal neurons reaching the lateral reticular nucleus as studied in the rat by retrograde transport of horseradish peroxidase. *J. comp. Neurol.* 220, 439-452.
- Menetrey, D., A. Chaouch, D. Binder and J.-M. Besson (1982) The origin of the spinomesencephalic tract in the rat: An anatomical study using the retrograde transport of horseradish peroxidase. *J. comp. Neurol.* 206, 193-207.
- Mesulam, M.M. (1978) Tetramethylbenzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: A non-carcinogenic reaction product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J. Histochem. & Cytochem.* 26, 106-117.
- Mesulam, M.M. (1982) Principles of horseradish peroxidase neurohistochemistry and their applications for tracing neural pathways. Axonal transport, enzyme histochemistry and light microscopic analysis. In: M.M. Mesulam (Ed.), *Tracing Neural Connections with Horseradish Peroxidase*, Wiley, Chichester, 1982, pp. 1-151.
- Miceli, D., and J. Reperant (1982) Thalamo-hyperstriatal projections in the pigeon (*Columba livia*) as demonstrated by retrograde double-labeling with fluorescent tracers. *Brain Res.* 245: 365-371.
- Miceli, D., and J. Reperant (1985) Telencephalic afferent projections from the diencephalon and brainstem in the pigeon. A retrograde multi-label fluorescent study. *Exp. Biol.* 44: 71-99.
- Miceli, D., H. Gioanni, J. Reperant, and J. Peyrichoux (1979) The avian visual Wulst: I. An anatomical study of afferent and efferent pathways. II. An electrophysiological study of the functional properties of single neurons. In: *Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon*. Ed. A.M. Granda and J.H. Maxwell, Plenum Publishing Corporation 1979.
- Minciacchi, D., G. Tassinari and A. Antonini (1987) Visual and somatosensory integration in the anterior ectosylvian cortex of the cat. *Brain Res.* 410, 21-31.
- Mitzdorf, U. (1985) Current source-density method and application in cat cerebral cortex: Investigation of evoked potentials and EEG-Phenomena. *Physiol. Rev.* 65, 37-100.
- Molinari, H.H. (1982) The cutaneous sensitivity of units in laminae VII and VIII of the cat. *Brain Res.* 234, 165-169.
- Molinari, H.H. (1985) Ascending somatosensory projections to the medial accessory portion of the inferior olive: A retrograde study in cats. *J. comp. Neurol.* 232, 523-533.

- Müller, C.M. (1985) Structural and functional aspects of GABA-ergic inhibition in the avian auditory cortex analogue. *Neurosci. Lett. Suppl.* 22, S433.
- Müller, C.M., and H.-J. Leppelsack (1985) Feature extraction and tonotopic organisation of the avian auditory forebrain. *Exp. Brain Res.* 59, 587-599.
- Müller, C.M., and H. Scheich (1987) GABA-ergic inhibition increases the neuronal selectivity to natural sounds in the avian auditory forebrain. *Brain Res.* 414, 376-380.
- Necker, R. (1983) Somatosensory system. In: *Physiology and Behavior of the Pigeon*. M. Abs (Ed.), Academic Press London, 1983.
- Necker, R. (1985a) Projection of a cutaneous nerve to the spinal cord of the pigeon. I. Evoked field potentials. *Exp. Brain Res.* 59, 338-343.
- Necker, R. (1985b) Projection of a cutaneous nerve to the spinal cord of the pigeon. II. Responses of dorsal horn neurons. *Exp. Brain Res.* 59, 344-352.
- Necker, R. (1987) Cells of origin of spinothalamic, spinotectal, spinoreticular and spinocerebellar pathways in the pigeon as studied by the retrograde transport of horseradish peroxidase. *J. Hirnforsch.* (im Druck).
- Necker, R., and C.C. Meinecke (1984) Conduction velocities and fiber diameters in a cutaneous nerve of the pigeon. *J. comp. Physiol. A* 154, 817-824.
- Necker, R., and C. Schermuly (1985) Central projections of the radial nerve and one of its cutaneous branches in the pigeon. *Neurosci. Lett.* 58, 271-276.
- Nicholson, C., and R. Llinas (1975) Real time current source-density analysis using multi-electrode array in cat cerebellum. *Brain Res.* 100, 418-424.
- Nicholson, C., and J.A. Freeman (1975) Theory of current source-density analysis and determination of conductivity tensor for anuran cerebellum. *J. Physiol.* 38, 356-368.
- Nieuwenhuys, R., J. Voogd and C. van Huijzen (1978) *The Human Central Nervous System. A Synopsis and Atlas*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Nijensohn, D.E., and F.W.L. Kerr (1975) The ascending projections of the dorsolateral funiculus of the spinal cord in the primate. *J. comp. Neurol.* 161, 459-470.
- Nixdorf, B.E., and H.-J. Bischof (1982) Afferent connections of the ectostriatum and visual Wulst in the zebra finch. *Brain Res.* 248: 9-17.
- Noback, Ch.R., and J.E. Shriver (1965) Phylogenetic and ontogenetic aspects of the lemniscal systems and the pyramidal system. In: *Evolution of the Forebrain*. R. Hassler and H. Stephan (Eds.), G. Thieme Verlag, Stuttgart.

- Northcutt, R.G. (1981) Evolution of the telencephalon in nonmammals. *Ann. Rev. Neurosci.* 4, 301-350.
- Oscarsson, O. (1973) Functional organisation of spinocerebellar paths. In: *Handbook of Sensory Physiology, Vol. II, Somatosensory System*, A. Iggo (Ed.), Springer-Verlag, Berlin, 1973, pp. 339-380.
- Oscarsson, O., I. Rosen, and N. Uddenberg (1963) Organisation of ascending tracts in the spinal cord of the duck. *Acta Physiol. Scand.* 59, 143-153.
- Paxinos, G. (1985) *The Rat Nervous System. Vol. 2: Hindbrain and Spinal Cord.* Academic Press, Sydney.
- Peschanski, M., and J.-M. Besson (1984) A spino-reticulo-thalamic pathway in the rat: An anatomical study with reference to pain transmission. *Neurosci.* 12, 165-178.
- Peschanski, M., A. Briand, M. Gautron and G. Guilbaud (1985) Elektrophysiological evidence for a role of the anterolateral quadrant of the spinal cord in the transmission of noxious messages to the thalamic ventrobasal complex in the rat. *Brain Res.* 342, 77-84.
- Pettigrew, J.D., and M. Konishi (1976) Neurons selective for orientation and binocular disparity. *Science* 193: 675-678.
- Pommery de, J., F. Roudier and D. Menetrey (1984) Postsynaptic fibers reaching the dorsal column nuclei in the rat. *Neurosci. Lett.* 50, 319-323.
- Pritz, M.B., and R.G. Northcutt (1980) Anatomical evidence for an ascending somatosensory pathway to the telencephalon in crocodiles, *Caiman crocodilus*. *Exp. Brain Res.* 40, 342-345.
- Prosser, C.L. (1973) *Comparative Animal Physiology.* W.B. Saunders Company, Philadelphia, London, Toronto.
- Rabe, L.S., L. Moreno, B.M. Rigor and N. Dafny (1980) Effect of halothan on evoked field potentials recorded from cortical and subcortical nuclei. *Neuropharmacol.* 19, 813-825.
- Randic, M., V. Miletic and A.D. Loewy (1981) A morphological study of cat dorsal spinocerebellar tract neurons after intracellular injection of horseradish peroxidase. *J. comp. Neurol.* 198, 453-466.
- Rehkämper, G., und R. Necker (1982) Somatosensorische Zentren im Endhirn der Taube und ihre afferenten Verbindungen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 256, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Rehkämper, G., R. Necker, K. Zilles and A. Schleicher (1985) Somatosensory representation in a bird's brain. *Fortschritte der Zoologie*, Bd. 30, Dunker/Fleischer (Eds.), *Vertebrate Morphology*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- Reiner, A., and H.J. Karten (1983) The laminar source of efferent projections from the avian Wulst. *Brain Res.* 275: 349-354.
- Rexed, B. (1952) The cytoarchitectonic organisation of the spinal cord in the cat. *J. comp. Neurol.* 96, 415-466.

- Rose, M. (1914) Über die cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel. *Zeit. Psychol. Neurol.* 21, 278-352.
- Rübsamen, R., and G.J. Dörrscheid (1986) Tonotopic organisation of the auditory forebrain in a songbird, the european starling. *J. Physiol. A* 158, 639-646.
- Rustioni, A. (1973) Non-primary afferents to the nucleus gracilis from the lumbar cord of the cat. *Brain Res.* 51, 81-95.
- Schall, U., D. Güntürkün, and J.D. Delius (1986) Sensory projections to the nucleus basalis prosencephali of the pigeon. *Cell Tissue Res.* 245: 539-546.
- Scheich, H. (1983) Two columnar systems in the auditory neostriatum of the chick: Evidence from 2-deoxyglucose. *Exp. Brain Res.* 51, 199-205.
- Shokunbi, M.T., A.W. Hryciushyn, and B.A. Flumerfelt (1985) Spinal projections to the lateral reticular nucleus in the rat: A retrograde labelling study using horseradish peroxidase. *J. comp. Neurol.* 239, 216-226.
- Snyder, R.L., R.L.M. Faull, and W.R. Mehler (1978) A comparative study of the neurons of origin of the spinocerebellar afferents in the rat, cat and squirrel monkey based on the retrograde transport of horseradish peroxidase. *J. comp. Neurol.* 181, 833-852.
- Starck, D. (1982) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 3, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Stevens, C.F. (1969) Neurophysiology. Moderne Biologie, BLV München.
- Swett, J.E., S.B. McMahon, and P.W. Wall (1985) Long ascending projections to the midbrain from cells of lamina I and nucleus of the dorsolateral funiculus of the rat spinal cord. *J. comp. Neurol.* 238, 401-416.
- Trevino, D.L., and E. Carstens (1975) Confirmation of the location of spinothalamic neurons in the cat and monkey by the retrograde transport of horseradish peroxidase. *Brain Res.* 98, 177-182.
- Ułinski, P.S. (1983) Dorsal Ventricular Ridge. A treatise on forebrain organisation in reptiles and birds. Wiley Series in Neurobiology, R.G. Northcutt (Ed.), Wiley-Interscience Public., J. Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore.
- Wallenberg, A. (1904) Neue Untersuchungen über den Hirnstamm der Taube. *Anat. Anz.* 24: 357-369.
- Watanabe, M. (1987) Synaptic organisation of the nucleus dorsolateralis anterior thalami in the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Brain Res.* 401: 279-291.
- Wiberg, M., and A. Blomqvist (1984) The spinomesencephalic tract in the cat: It's cells of origin and termination patterns as demonstrated by the intraaxonal transport method. *Brain Res.* 291, 1-18.

- Wild, J.M. (1983a) Ascending projections of the dorsal column and external cuneate nuclei in the pigeon. *Neurosci. Suppl.* Vol. 11, S 81.
- Wild, J.M. (1983b) Connectional anatomy of the somatosensory system of the pigeon. *Neurosci. Abstr.* 9, 244.
- Wild, J.M. (1985) The avian somatosensory system. I. Primary spinal afferent input to the spinal cord and brainstem in the pigeon (*Columba livia*). *J. comp. Neurol.* 240, 377-395.
- Wild, J.M. (1987a) Thalamic projections to the paleostriatum and neostriatum in the pigeon (*Columba livia*). *Neurosci.* 20: 305-327.
- Wild, J.M. (1987b) The avian somatosensory system: Connections of regions of body representation in the forebrain of the pigeon. *Brain Res.* 412: 205-223.
- Wild, J.M., J.J.A. Arends, and H.P. Zeigler (1984) A trigeminal sensorimotor circuit for pecking, grasping and feeding in the pigeon (*Columba livia*). *Brain Res.* 300: 146-151.
- Wild, J.M., J.J.A. Arends, and H.P. Zeigler (1985) Telencephalic connections of the trigeminal system in the pigeon (*Columba livia*): A trigeminal sensorimotor circuit. *J. comp. Neur.* 234: 441-464.
- Willis, W.D. (1985) Nociceptive pathways: Anatomy and physiology of nociceptive ascending pathways. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B 308, 253-268.
- Willis, W.D., and R.E. Coggeshall (1978) *Sensory Mechanisms of the Spinal Cord*. Plenum Press, New York and London, 1978.
- Willis, W.D., D.R. Kenshalo, Jr. and R.B. Leonard (1979) The cells of origin of the primate spinothalamic tract. *J. comp. Neurol.* 188, 543-574.
- Yaginuma, H., and M. Matsushita (1986) The projection fields of spinal border cells in the cerebellar anterior lobe in the cat: An anterograde WGA-HRP study. *Brain Res.* 384, 175-179.
- Zecha, A. (1966) The medial lemniscus in the pigeon. *Acta Morphol. neerl.-scand.* VI, S 322.

LEBENS LAUF

9. 11. 1956 Geburt in Essen
- 1963 - 1967 Besuch der Grundschule an der Heineckestraße
in Essen
- 1967 - 1976 Besuch des mathematisch-naturwissenschaftlichen
Helmholtz Gymnasiums in Essen bis zum Abitur
- 1976 - 1977 Ableistung des Grundwehrdienstes
- 1978 - 1984 Studium der Biologie an der Ruhr-Universität
Bochum
6. 8. 1982 Heirat mit Barbara Funke, geb. Spenthof
9. 12. 1983 Erwerb des Diploms der Biologie
- 1982 - 1983 Tätigkeit als studentische Hilfskraft bei Herrn
Prof. Rautenberg und bei Herrn Prof. Necker
- 1984 - 1987 Tätigkeit als wissenschaftliche Hilfskraft als
eingetragener Doktorand bei Prof. Necker
4. 7. 1987 Geburt unseres Sohnes Markus

